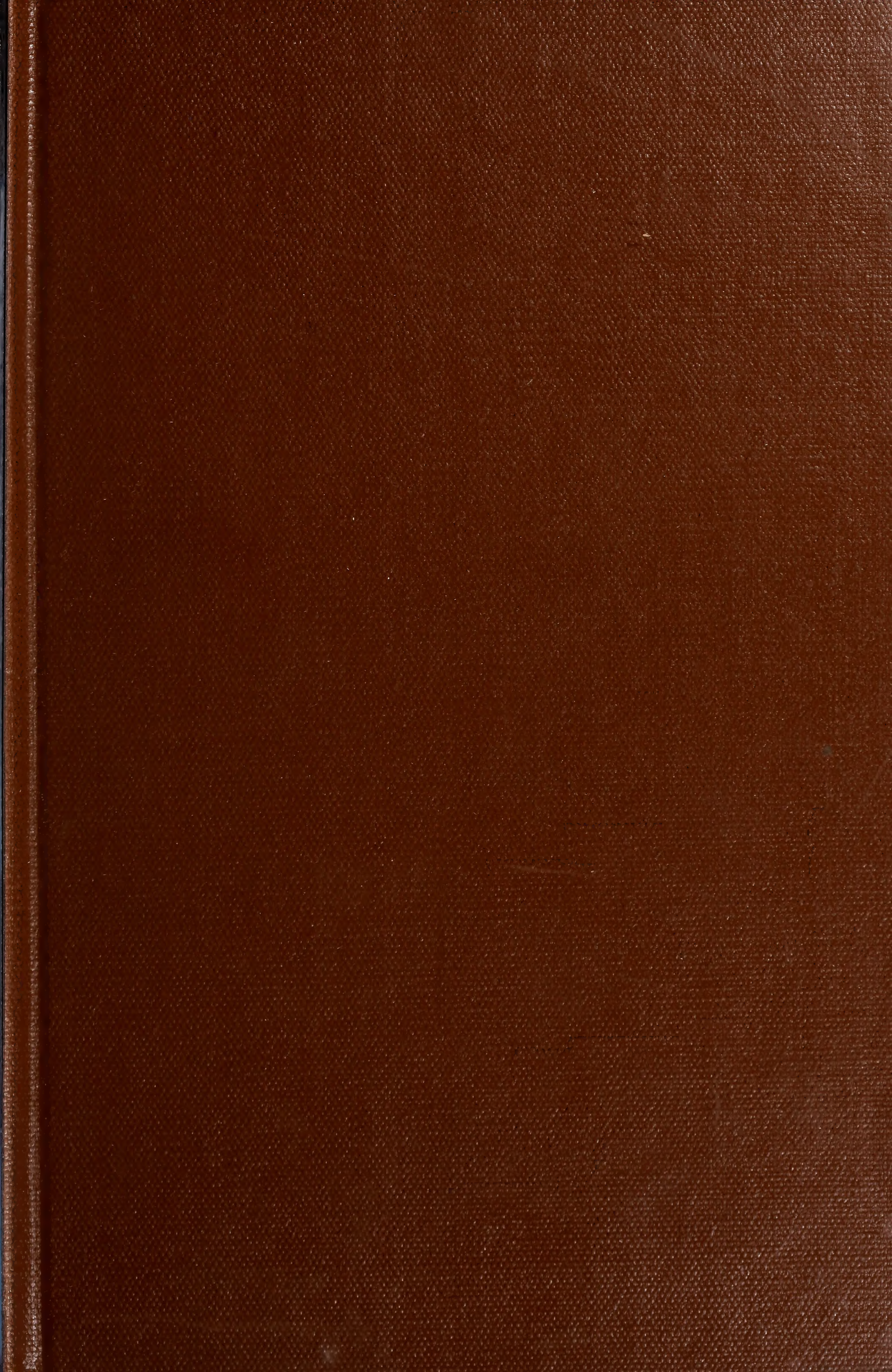












ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT
FÜR SÄUGETIERKUNDE

36. BAND · 1971
Mit 237 Abbildungen



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

LANDWIRTSCHAFT · VETERINÄRMEDIZIN · GARTENBAU · FORSTWESEN · JAGD UND FISCHEREI
HAMBURG 1 · SPITALERSTRASSE 12

INHALT

I. Wissenschaftliche Originalarbeiten

Bartmann, W.: Superfetation beim Virginia-Hirsch *(Odocoileus virginianus* Zimmermann 1780) 200

Bieber, H., und Schmidt, U.: Untersuchungen zur Haarfärbung bei Vampirfledermäusen *(Desmodus rotundus murinus* Wagner) 280

van Bree, P. J. H.: The Rabbit-eared Barnacle, *Conchoderma auritum,* on the Teeth of the Dolphin *Stenella frontalis* 316

Elias, H., and Schwartz, D.: Cerebro-Cortical Surface Areas, Volumes, Lengths of Gyri and their Interdependence in Mammals, Including Man 147

Fleischer G.: Über Schwingungsmessungen am Skelett des Mittelohres von *Halicore* (Sirenia) 350

Gewalt, W.: Grindwal-Strandung *(Globicephala melaena* Traill.) auf Sylt 215

Gewalt, W.: Phocoena bei Cuxhaven gestrandet 61

Groves, C. P.: Species Characters in Rhinoceros Horns 238

Guthrie, R. D.: Factores regulating the Evolution of Microtine Tooth Complexity .. 37

Haring, F., und Mukhtar, A. M. S.: Kreuzung afrikanischer Haarschafe mit deutschen Merinos für Ostafrika 304

Heine H.: Zur Phylogenese der Coronararterien: Die Arteria coronaria sinistra 96

Hellwing, S.: Maintenance and Reproduction in the White Toothed Shrew, *Crocidura russula monacha* Thomas, in Captivity 103

Hoffmann, R. S.: Relationships of Certain Holartic Shrews, Genus, *Sorex* 193

Hollihn, K.-U.: Das Verhalten von Guerezas *(Colobus guereza* und *Colobus polycomos),* Nasenaffen *(Nasalis larvatus)* und Kleideraffen *(Pygathrix nemaeus)* bei der Nahrungsaufnahme und ihre Haltung 65

Jungius, H.: The Vicuna in Bolivia: The Status of an Endangered Species, and Recommendations for its Conservation 129

Kayanja, F. I. B., and Jarvis, J.: Histological Observations on the Ovary, Oviduct and Uterus of the Naked-Mole-Rat 114

Klenk, K.: Das Aktivitätsmuster des Rotfuchses, *Vulpes vulpes* (L.), in einem Freilandgehege mit künstlichem Bau 257

Kolb, A.: Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen der Nasenhöhle und des Riechepithels einiger Fledermausarten 202

Lange, J.: Ein Beitrag zur systematischen Stellung der Spiegelgazellen (Genus *Gazella* Blainville, 1816 Subgenus *Nanger* Lataste, 1885) 1

Leuthold, W.: Freilandbeobachtungen an Giraffengazellen *(Litocranius walleri)* im Tsavo-Nationalpark, Kenia 19

Müller, P., und Silva, F.: Beitrag zur Chiropterenfauna der Insel von Sao Sebastio (Brasilien 23°50', S/45°20' W 225

Niethammer, G.: Die Gemsen Neuseelands 228

Oboussier, H., und Möller, G.: Zur Kenntnis des Gehirns der Giraffidae (Pecora, Artiodactyla, Mammalia) — ein Vergleich der Neocortex-Oberflächengröße 291

Révész, E.: Strahlenwirkung auf die Embryonalentwicklung bei Goldhamstern 163

Richter, J.: Untersuchungen an Antorbitaldrüsen von Madoqua (Bovidae, Mammalia) 334

Robel, D.: Zur Variabilität der Molarenwurzeln des Oberkiefers bei Inselpopulationen der Waldmaus *(Apodemus sylvaticus)* [L.], 1758) 172

Robson, F. D., and van Bree, P. J. H.: Some Remarks on a Maas Stranding of Sperm Whales, *Physeter macrocephalus* Linnaeus, 1758, near Gisborne, New Zealand, on March 18, 1970 55

Saint-Girons, M.-Ch., et Mazak, V.: Données Morphologiques sur quelques Micromammiferes en Laponie 179

Sambraus, H. H.: Das Sozialverhalten von domestizierten Ziegen 220

Shackleton, D. M., and Hutton, D. A.: An Analysis of the Mechanisms of Brooming of Mountain Sheep Horns 342

Spitzenberger, F.: Zur Systematik und Tiergeographie von *Microtus (Chionomys) nivalis* und *Microtus (Chionomys) gud (Microtinae,* Mamm.) in S-Anatolien 370

Schmidt, U., Greenhall, A. M., und L.-Forment, W.: Ökologische Untersuchungen der Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)* im Staate Puebla, Mexiko 360

Schmitt, J.: Hämoglobin-Varianten bei verschiedenen Caprini Simpson, 1945 380

Starck, D., und Schneider, R.: Zur Kenntnis insbesondere der Hautdrüsen von *Pelea capreolus* (Forster 1790) (Artiodactyla, Bovidae, Antilopinae, Peleini) 321

Tyrner, P., und Bárta, Z.: Zur Verbreitung Bionomie und Biometrie der Gartenspitzmaus *(Crocidura suaveolens* Pallas, 1811) in Nordwestböhmen 297

Vauk, G.: Zwei bemerkenswerte Beobachtungen am Schabrackenschakal *(Canis mesomelas)* in SW-Afrika 213

Witte, G. R.: Jungentransport in den Backentaschen beim Syrischen Goldhamster *(Mesocricetus auratus* Waterhouse, 1839) 216

Zippelius, H.-M.: Soziale Hautpflege als Beschwichtigungsgebärde bei Säugetieren .. 284

II. Bekanntmachungen

van Bemmel, A. C. V.: Begrüßungsansprache auf der 44. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde in München vom 7. bis 11. September 1970 .. 125

Protokoll zur Mitgliederversammlung am 8. September 1970 im Anatomischen Institut der Universität München 127

4. Internationaler Kongreß der International Primatological Society 128

III. Schriftenschau

African Ecology and Human Evolution 123

Altmann, D.: Harnen und Koten bei Säugetieren 320

Bastock, M.: Das Liebeswerben der Tiere 191

Bertrand, M.: The behavioral repertoire of the Stumptail Macaque 255

Bibikow, D. I.: Die Murmeltiere (Gattung *Marmota)* 320

BRAUER, K., und SCHOBER, W.: Katalog der Säugetiergehirne 191
Chemical Mutagenesis in Mammals and Man 256
Comparative Mammalian Cytogenetics 123
EPSTEIN, H.: Fettschwanzschafe und Fettsteißschafe 63
HANKE, W.: Hormone 320
HASSENBERG, L.: Verhalten bei Einhufern 254
HEINROTH, K.: Oskar Heinroth, Vater der Verhaltensforschung 1871 bis 1945 122
HSU, T. C., and BENIRSCHKE, K.: An Atlas of Mammalian Chromosomes 123
KLEMM, M.: Zoologisches Wörterbuch 192
KRUMBIEGEL, I.: Die Giraffe *(Giraffa camelopardalis)* 320
KUHN, O.: Die säugetierähnlichen Reptilien (Theropsiden) 191
LILLY, J. C.: Delphin — ein Geschöpf des 5. Tages? 253
NAAKTGEBOREN, D., und SLIJPER, E. J.: Die Biologie der Geburt 64
NAPIER, J. R., and NAPIER, P. H.: Old World Monkeys. Evolution Systematics, and Behavior 383
PORTMANN, A.: Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere 191
ROHLES, F. H.: Circadian Rhythmus in Nonhuman Primates 122
SANDERSON, I. T.: Säugetiere 122
SCHENKEL, R.: Mission Nashorn — Auf der Fährte des seltensten Säugetieres der Welt 319
SIEWING, R.: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere 63
SIKES, S. K.: The Natural History of the African Elephant 254
THENIUS, E.: Stammesgeschichte der Säugetiere (einschließlich der Hominiden) 318
WALTER, H.: Grundriß der Anthropologie 191
WILLIAMS, J. G.: Säugetiere und seltene Vögel in den Nationalparks von Ostafrika .. 255
WÜNSCHMANN, A.: Die Plumpbeutler (Vombatidae) 256

C 22209 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

36. BAND · HEFT 1

Februar 1971



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN



Inhalt

LANGE, J.: Ein Beitrag zur systematischen Stellung der Spiegelgazellen (Genus *Gazella* Blainville, 1816 Subgenus *Nanger* Lataste, 1885). — About the Systematical Position of the Nanger-Gazelles (Genus *Gazella* Blainville, 1816 Subgenus *Nanger* Lataste, 1885) 1
LEUTHOLD, W.: Freilandbeobachtungen an Giraffengazellen (LITOCRANIUS WALLERI) im Tsavo-Nationalpark, Kenia. — Field observations on Ecology and Behaviour of Gerenuk 19
GUTHRIE, R. D.: Factors regulating the Evolution of Microtine Tooth Complexity 37
ROBSON, F. D., and VAN BREE, P. J. H.: Some Remarks on a Mass Stranding of Sperm Whales, *Physeter macrocephalus* Linnaeus, 1758, near Gisborne, New Zealand, on March 18, 1970 55
GEWALT, W.: Phocoena bei Cuxhaven gestrandet. — Phocoena strandet near Cuxhaven 61
Schriftenschau 63
Bekanntmachung 64

Dieses Heft enthält eine Beilage des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Herren Herausgeber oder direkt an den Schriftleiter: Prof. Dr. Manfred Röhrs, Zoologisches Institut der Tierärztl. Hochschule, Hannover, Bischofsholer Damm 15.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in wenigen Zeilen anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen der Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Gesamtvertrages vom 15. 7. 1970 zu behandeln.

Sonderdrucke: An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 108,— DM zuzügl. amtl. Postgebühr. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 20,— DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.
Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde 36 (1971), H. 1, S. 1—64

Ein Beitrag zur systematischen Stellung der Spiegelgazellen (Genus *Gazella* Blainville, 1816 Subgenus *Nanger* Lataste, 1885)

Von Jürgen Lange

Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität Kiel — Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. Herre

Eingang des Ms. 27. 8. 1970

I. Einleitung

In der Gattung *Gazella* bilden die Spiegelgazellen mit den Arten *G. granti, G. dama* und *G. soemmeringi* eine eigene Untergattung, *Nanger*. Von Interesse ist die Frage, ob innerhalb dieser Untergattung ähnliche Trends und Mosaikentwicklungen zu beobachten sind wie bei den kleineren Gazellen der Untergattungen *Gazella* und *Trachelocele* (Lange, 1970), bzw. ob auch zwischen den einzelnen Untergattungen gerichtete Entwicklungstendenzen erkannt werden können. Außerdem bietet sich ein Vergleich mit der Gattung *Antidorcas* (Springbock) an, die äußerlich den Gazellen, besonders den *Nanger*-Arten, ähnelt und die echten Gazellen im südlichen Afrika vertritt.

Bei der systematischen Charakterisierung der Gazellinae standen bisher in erster Linie Horn- und Fellmerkmale im Vordergrund, Schädelbetrachtungen fehlen dagegen in der Untergattung *Nanger* bislang völlig. Deshalb habe ich vor allem Schädelmerkmale erfaßt und diese Ergebnisse mit den bekannten Besonderheiten in Hornform, Fellfärbung und Biologie in Zusammenhang gebracht.

Bei einer Merkmalsbewertung am Schädel müssen die Größeneinflüsse, welche die Proportionen des Schädelganzen und seiner Einzelteile beeinflussen, erkannt werden. Diese Größeneinflüsse zu analysieren ermöglicht die Allometrieforschung (Bohlken, 1958, 1961, 1962, 1964, 1967; Herre, 1962, 1964; Walburga Moeller, 1968; Rempe, 1962; Röhrs, 1958, 1959, 1961; Stockhaus, 1965). Neben einer Untersuchung an den kleineren Gazellen (Lange, 1970) liegen innerhalb der Familie Bovidae Arbeiten gleicher Zielrichtung für die Bovini von Bohlken (1958, 1961, 1962, 1964, 1967), die Strepsicerotini und Alcelaphini von Lenz (1952), die Cephalophini, Reduncini und Peleini von Heyden (1969), die Gattung *Antidorcas* von Lange (1970), die Caprini von Herre und Röhrs (1955) und die Rupicaprini von Dolan (1963) vor.

II. Material und Methode

a. Material

Grundlage dieser Untersuchungen sind 225 Gazellenschädel der Untergattung *Nanger*, die sich wie folgt auf die verschiedenen Arten und Unterarten (nach Haltenorth, 1963) aufteilen:

G. dama: 15 ♂♂ (*dama* 2; *lazanoi* 1; *ruficollis* 8) und 9 ♀♀; — *G. soemmeringi:* 76 ♂♂ (*soemmeringi* 2; *sybillae* 6; *erlangeri* 2; *butteri* 1; *berberana* 8) und 24 ♀♀; — *G. granti:* 80 ♂♂ (*granti* 5; *lacuum* 3; *brighti* 1; *notata* 3; *raineyi* 7; *roosevelti* 4; *petersi* 6; *serengetae* 14; *robertsi* 10) und 21 ♀♀.

Es wurden nur adulte Tiere vermessen (Alterskriterium: der Durchbruch des dritten oberen Molaren). Ferner wurde darauf geachtet, daß alle Schädel eine unbeschädigte CBL oder wenig-

stens eine unbeschädigte Schnauzen- oder Hirnlänge besaßen, damit im Vergleich der Arten immer das gleiche Bezugsmaß gewählt werden konnte.

Das Material wurde mir von folgenden Museen für die Bearbeitung zur Verfügung gestellt: Institut für spezielle Zoologie und Zoologisches Museum der Humboldt-Universität, Berlin; Museum Alexander König, Bonn; Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Brüssel; Naturmuseum und Forschungsinstitut „Senckenberg", Frankfurt/M.; Universitetes Zoologiske Museum, Kopenhagen; Rijksmuseum van Naturlijke Historie, Leiden; British Museum of Natural History, London; Zoologische Staatssammlung des Bayerischen Staates, München; Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris; Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart.

Den Direktoren der Museen und den Leitern der Säugetierabteilungen danke ich vielmals für ihr großzügiges Entgegenkommen und ihre Hilfsbereitschaft.

b. Methode

Insgesamt wurden 40 Maße am Schädel und den Hörnern (Maßentnahme nach Duerst, 1925) genommen, von denen die wichtigsten sind: Schädelmaße: 1. Condylobasallänge: Spitze des Praemaxillare bis oraler Rand des For. magn. occ.; 2. Gaumenlänge: Spitze des Praemaxillare bis Choanenspitze; 3. Hirnschädellänge: Choanenspitze bis oraler Rand des For. magn. occ.; 4. Schnauzenlänge: Praemaxillarspitze bis Ende der Molarenreihe; 5. Hirnkapsellänge: aboraler Rand des For. magn. occ. bis Fossa ethm.; 6. Praemaxillarlänge: orale bis aborale Spitze des Proc. nas.; 7. Länge der gesamten Molarenreihe; 8. Länge der Praemolarenreihe; 9. Länge der Molarenreihe; 10. Länge der Profillinie: Opisthion bis mittlere orale Spitze des Nasale entlang der Sagittalnaht; 11. Nasallänge: entlang der Sagittalnaht; 12. Frontallänge; 13. Parietallänge; 14. Schnauzenbreite: an der vorderen Praemax.-Max.-Naht; 15. orale Nasalbreite: am vorderen Nasalrand; 16. aborale Nasalbreite: am Treffpunkt von Front., Nas. und Lacr.; 17. Tuber-malar-Breite; 18. Infraorbitalbreite: an der Frontal-Lacrimal-Naht; 19. Biorbitalbreite: größte Breite zwischen den Außenrändern der Orbitae; 20. Hirnschädelbreite, 21. Stirnweite: größte Breite zwischen Hornansatz und Orbitae; 22. Jugalbreite; 23. Occipitalbreite; 24. Occipitalhöhe: Opisthion bis Occipitalcrista. — Hornmaße: 1. Größte Hornlänge: entlang der Krümmung; 2. Sehne der Hornkrümmung; 3. Umfang des Hornes an der Basis; 4. Umfang der Hornzapfen an der Basis; 5. Basisabstand der Hörner: an den Außenrändern gemessen; 6. Größte Auslage der Hörner; 7. Spitzenabstand der Hörner.

Alle Maße sind in cm angegeben. Es wurde eine univariate Analyse durchgeführt. Es werden im Text hinter den Maßen die Anzahl der Schädel (n) und der Variabilitätskoeffizient (V) angegeben. Zwischen den Geschlechtern und Arten wurden die Mittelwerte auf Signifikanz geprüft. Die t-Werte wurden aus dem Tabellenwerk der Geigy A.G. entnommen.

Mit der univariaten Methode lassen sich die Unterschiede in den absoluten Maßen zwischen zwei Gruppen erkennen. Um jedoch bei verschieden großen Formen größenbedingte Wandlungen in den Schädelproportionen erkennen zu können, reicht die univariate Methode nicht aus, sondern man muß auf die divariate Betrachtungsweise zurückgreifen. Dazu werden die einzelnen Meßpunkte im doppelt logarithmischen System graphisch dargestellt. Die allometrischen Beziehungen werden durch die Formel $\log y = \log b + a \cdot \log x$ erfaßt. Der Allometrieexponent a wurde nach der Formel für Hauptachsen berechnet (Rempe, 1962). Die für alle Formen berechneten Hauptachsen wurden gegeneinander getestet. Bei der Berechnung der Hauptachsen und ihren Testen ergaben sich methodische Schwierigkeiten: die Berechnung der Allometriegeraden ermöglichte wegen der z. T. nur geringen Individuenzahl und einer breiten Streuung der Maße bei nur geringem Größenunterschied keine Aussage mehr. Deshalb wurde die Methode abgewandelt. Für alle Arten und Unterarten mit genügender Individuenzahl der Gattung Gazella wurden die Hauptachsen berechnet. Für alle so erhaltenen Mittelwerte wurde erneut eine Hauptachse berechnet, deren Steigung a als für alle Gazellen charakteristisch angesehen wurde.

Es wurden also für die Gazellen gemeinsame Tendenzen in der Entwicklungsrichtung vorausgesetzt und damit gleiche größenabhängige Wandlungen der Schädelproportionen innerhalb der einzelnen Formen angenommen. Zwischen den einzelnen Gruppen wurden die einem bestimmten x-Wert zugehörigen y-Werte unter Berücksichtigung des Anstiegs der Mittelwertsgeraden nach folgender Formel getestet:

$$Sum_1 = Syy_1 - 2a_{MW}Sxy_1 + a_{MW}^2Sxx_1$$
$$Sum_2 = Syy_2 - 2a_{MW}Sxy_2 + a_{MW}^2Sxx_2$$

$$F = \frac{(b_1 - b_2)^2 \cdot (N_1 \cdot N_2)}{(N_1 + N_2) \cdot (Sum_1 + Sum_2) / (N_1 + N_2 - 2)}$$

Bei der Berechnung von a wurden die Mittelwerte der zu untersuchenden Gruppe vorher ausgeklammert.

Um die Form der Hörner metrisch erfassen zu können, wurden einige Indices berechnet:
1. Hornbasisindex: % des Basisumfanges an der Hornlänge
2. Hornkrümmungsindex: % der Hornsehne an der Hornlänge
3. Seitliche Hornkrümmung: % des Spitzenabstandes an der größten Auslage

III. Analyse der *Nanger*-Arten

Die drei größeren Arten der Gazellen — *G. dama, G. granti* und *G. soemmeringi* — werden auf Grund ihrer Größe und des nur bei ihnen vorhandenen Spiegels in eine eigene Untergattung, Nanger (Spiegelgazellen), gestellt. Knottnerus-Meyer (1907) trennte die Grantgazelle auf Grund der Form der Lacrimalia ab und stellte sie als Gattung *Matschiea* neben der Gattung *Nanger* in die Unterfamilie der Antidorcatinae. Auch v. Boetticher (1953) und Thenius und Hofer (1960) halten eine Einteilung der Spiegelgazellen in zwei Untergattungen für gerechtfertigt. Nach Haltenorth (1963) und anderen neueren Autoren ist *G. granti* jedoch zusammen mit den beiden anderen Arten in die Untergattung *Nanger* zu stellen.

Von der einzelnen Art ausgehend soll versucht werden, die Beziehungen der Untergattung *Nanger* zu den kleineren Gazellenarten und zum Springbock aufzuzeigen. Deshalb steht am Anfang dieser Untersuchungen eine Analyse der einzelnen Arten.

1. *Gazella (Nanger) soemmeringi* (Soemmeringgazelle)

A. Allgemeine Artkennzeichen

Die Soemmeringgazelle ist mit einer Körperhöhe von ca. 90 cm die kleinste Art der Untergattung *Nanger*. Ihr Fell ist oberseits blaß- bis dunkelisabell oder hellzimtfarben bis maisgelb (Haltenorth, 1963), die Körperunterseite und der Schwanz außer der schwarzen Quaste an der Spitze weiß. Ein Flankenband fehlt im allgemeinen, ist aber bei der Unterart *butteri* angedeutet, die außerdem als einzige Form Pygalstreifen besitzt. Weißliche oder rehbraune Kniebürsten sind vorhanden. Nasenrücken und Stirn sind schwarzbraun, bei *erlangeri* jedoch nur der vordere Nasenrücken. Das dunkle Augenband hebt sich kontrastreich gegen den weißen Überaugenstreif ab, der vom Hornansatz bis zur Muffel zieht. Die dunklen Gesichtsstreifen sind schmal und schwarz, die Muffel grau. (Sclater und Thomas, 1898).

Die Hörner der ♂♂ sind lang und stark leierförmig nach hinten geschwungen, ihre Spitzen einwärts und teilweise aufwärts gekrümmt, die unteren ²/₃ stark geringelt (14—22). Der Hornquerschnitt ist rund. — Die Hörner der ♀♀ sind dünner, weniger seitlich ausgeschwungen, genauso häufig, aber nicht so kräftig geringelt wie die der ♂♂.

Am Schädel reichen die langen, breiten Processus nasalis der Praemaxillaria manchmal fast an die Lacrimalia heran oder liegen über diesen, die lang, schmal und nach unten gewinkelt sind. Die Praeorbitalgrube ist nur mäßig stark ausgebildet. Die großen, breiten Nasalia enden mit einer abgerundeten Spitze im Frontale, orad verbreitern sie sich. Ihre seitlichen Spitzen sind länger als die medianen. Die viereckige Ethmoidallücke ist meistens recht groß. Große, kräftige, einwärts gebogene Processus jugulares überragen die sehr großen, aufgetriebenen Bullae deutlich. Das Basioccipitale und Sphenoidale besitzen median eine Einsenkung. Die Choane ist schmal, lang und rundlich. Das große Palatinum endet häufig oft sehr spitz im Maxillare. Das Gaumendach ist eingesenkt, die Molarenreihe gebogen. Die weiblichen Schädel sind ähnlich gestaltet wie die der ♂♂, jedoch fehlt stets die mediane Furchung des Basioccipitale und Sphenoidale, die bei den ♀♀ ganz flach sind.

B. Biologie

Die Soemmeringgazelle lebt in offenen oder meist halboffenen Ebenen bis 1800 m Höhe (Haltenorth, 1963), die mit leichtem Gebüsch und Akazien bestanden sind (Brooke, 1873;

Sclater und Thomas, 1898). Ein bestimmter Biotop wird nach Bryden (1899) nicht bevorzugt, Hügelland jedoch gemieden (Brooke, 1873; Haltenorth, 1963; Sclater und Thomas, 1898). Vorwiegend Gras- und Kräuterfresser. Lebt gesellig in kleinen Trupps von 5 bis 20 Tieren, oft mit *G. spekei* und *Alcelaphus* vergesellschaftet (Haltenorth, 1963; Sclater und Thomas, 1898). In offenen Gebieten kommt es zur Bildung von Herden von 50 bis 150 und mehr Tieren, während im dichteren Buschland die kleineren Trupps vorherrschen (Bryden, 1899). Manchmal sind auch reine Männchen- oder Weibchenherden anzutreffen. Ältere ♂♂ halten sich oft abseits der Herde (Haltenorth, 1963). Teilweise gibt es jahreszeitliche Wanderungen: so zieht die sudanesische Soemmeringgazelle im März/April nordwärts und kehrt im September/Oktober nach Süden zum Rahad, Setit und Atbara zurück, um dort die Trockenzeit zu verbringen (Gentry, 1968).

Die 1, selten 2, Jungtiere werden zumindest in Somalia im April geworfen (Bryden, 1899). Die Tragzeit beträgt rund 7 Monate (Haltenorth, 1963). Genauere Einzelheiten der Fortpflanzung sind unbekannt. Über das Paarungsverhalten liegen Studien von Walther (1964) vor.

C. Verbreitung

G. soemmeringi kommt im Sudan südlich Berbera (18° 01' N, 34° 00' O) und im Sennar südlich 13° 31' N, 33° 38' O vor (Gentry, 1968). Ihre Verbreitung erstreckt sich vom Nil in den Flußtälern des Rahad, Dinder und Atbara bis zur Küste am Roten Meer, wo sie bei Suakin den nördlichsten Punkt erreicht. Von dort kommt die Soemmeringgazelle südwärts durch Eritrea, Äthiopien entlang des Hawash bis nach O-Äthiopien und Somalia vor, etwa bis S-Obbia (5° N), in Somalia nicht südlich von Mogadishu (Funaioli und Simonetta, 1961; Gentry, 1968; Haltenorth, 1963). de Beaux (1922) berichtet von einem Vorkommen bei Dolo (4° 11' N, 42° 03' O), sogar aus Gebieten südlich des Juba liegen Beobachtungen vor (Gentry, 1968). (Abb. 1).

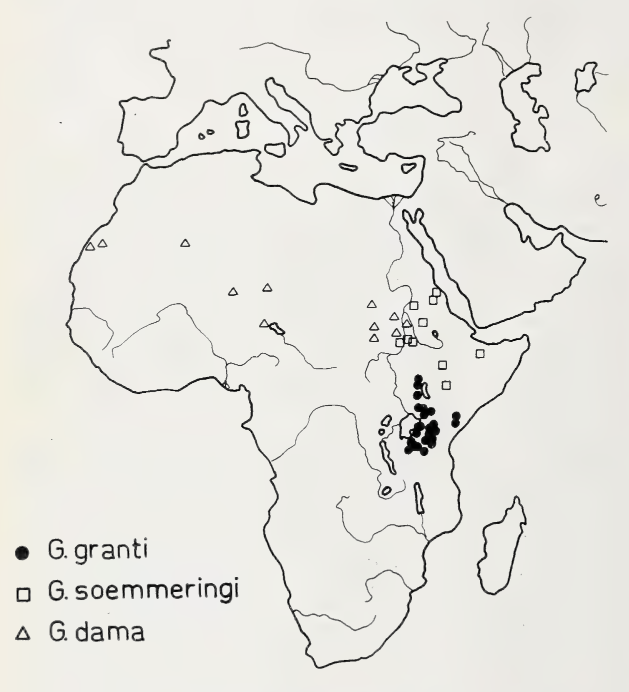


Abb. 1. Verbreitung der Untergattung Nanger

Der heutige Bestand der Soemmeringgazelle ist in Somalia durch fortgesetzte Bejagung stark zurückgegangen und ihr weiterer Bestand bedroht (Funaioli und Simonetta, 1961), über den der sudanesischen Formen liegen keine neueren Berichte vor, nach Mackenzie (1954) ist sie im Sudan jedoch noch häufig.

D. Unterarten

Die Unterarten der Soemmeringgazelle sind zumeist auf Grund unterschiedlicher Hornformen an z. T. nur einzelnen Stücken beschrieben worden. Wegen der bei Gazellen großen Variabilität der Hornform (Lange, 1970) scheint eine Berechtigung der Unterarten zweifelhaft. Gentry (1968) schlägt nur zwei Unterarten vor: *soemmeringi* für die sudanesischen Tiere und *berberana* für die Somaliaform. Die sudanesischen Formen sind zwischen den Augen braun, haben eine oft nur schwächer ausgeprägte Gesichtszeichnung und kürzere Hörner als die Somaliaform. Im allgemeinen werden jedoch

fünf Unterarten mit Einschränkungen als gegeben angesehen (Haltenorth, 1963): 1. *G. s. soemmeringi:* O-Nubien zwischen Nil und Rotem Meer, von dort südwärts bis zur Tadjura-Bucht; 2. *G. s. sybillae:* Provinz Blauer Nil und Kassala zwischen 12° und 19° N; Singa, Sudan (13° 11' N, 33° 55' O); *G. s. erlangeri:* abessin. Hochland, nördlich 9° N; Hawash-Tal; 4. *G. s. berberana:* nördl. Ogaden, W-Grenze Tadjura-Bucht, O-Grenze Indischer Ozean, S-Grenze S-Obbia (5° N); Berbera District; 5. *G. s. butteri:* südl. Äthiopien, besonders Borana-Gallaland; südl. des Dawa, Äthiopien.

Leider lagen mir bei dem allergrößten Teil der vermessenen Schädel keine Fundortangaben vor, so daß von der sehr großen Anzahl nur der kleinste und damit ein nicht ausreichender Anteil für eine Unterartsanalyse hätte genutzt werden können. Bei der so verminderten Individuenzahl ist jedoch eine Prüfung auf Signifikanz nicht mehr möglich. Vereinigt man jedoch von vornherein alle Formen aus Äthiopien und dem Sudan miteinander und stellt diese Gesamtheit der Population aus Somalia gegenüber, so ergeben sich zwischen beiden Gruppen Unterschiede in der Form der Hörner: die Somaliaform hat längere, schlankere und stärker leierförmige Hörner. Sie besitzt aber auch eine größere CBL (22.87 n = 6) als die Formen aus dem Sudan (22.54 n = 12). Entsprechend sind auch die Breitenmaße des Schädels bei der Somaliaform etwas größer. Der Hirnschädel ist länger (Somalia: 11.63 n = 6; Sudan: 11.39 n = 12), die Schnauzenlänge dagegen absolut kürzer (13.25 n = 10) als bei der kleineren Form aus dem Sudan (13.35 n = 14). Damit im Zusammenhang stehen die relativ kurzen Praemaxillaria, Nasalia und Molarenreihe. Diese ist bei der Somaliapopulation in gleichem Maße kürzer als die Schnauze. Die Nasalia sind wegen der größeren Schädelbreite der Somaliaform trotz ihrer Verkürzung etwas breiter (Nasallänge 6.33 n = 8, Nasalbreite 3.08 n = 8) als bei der Sudanform (Nasall. 6.40 n = 12, Nasalbr. 2.85 n = 12). Der Schädel der Population aus Somalia ist also etwas größer und breiter, der relative Anteil der Hirnlänge ist gestiegen, während der Gesichtsschädel erheblich kürzer ist. Da Unterschiede in der Fellfärbung, Hornlänge und -form bestehen, ist zumindest die Abtrennung der Somaliaform gerechtfertigt. Ob allerdings Unterschiede zwischen den für Äthiopien und den Sudan beschriebenen Formen bestehen, läßt sich an Hand des Materials nicht entscheiden. Da *butteri* als einzige Form einen Pygalstreifen und eine Andeutung eines Flankenbandes besitzt, nimmt zumindest sie unter den äthiopischen Formen eine Sonderstellung ein.

E. Sexualdimorphismus

Wie bei allen Gazellen sind die ♀♀ der Soemmeringgazellen kleiner als die ♂♂. Ihre Hörner erreichen knapp 90% der Hornlänge der ♂♂, sind aber trotz negativer Allometrie schlanker als die längeren Hörner der ♂♂, weniger leierförmig und nach hinten geschwungen, sondern annähernd parallel. Die weiblichen Schädel (CBL 21.76 n = 24 V = 3.30) sind absolut signifikant kleiner als die männlichen (23.17 n = 69 V = 3.05). Die kleinere CBL beeinflußt auch fast alle übrigen Schädelmaße. Lediglich in der Länge der Molarenreihe und der Praemaxillaria, sowie in der Tuber-malar-Breite bestehen zwischen den Geschlechtern keine absoluten Unterschiede. Bei einem divariaten Vergleich ergeben sich, bezogen auf die CBL, außer in der Infraorbitalbreite in allen Breitenmaßen, ferner bei der Hirn- und Schnauzenlänge signifikante Unterschiede zwischen den Geschlechtern. Die Schnauzenlänge ist bei den ♀♀ größenunabhängig größer und damit im Zusammenhang stehend auch die Länge der Praemaxillaria und der Molarenreihe. Der Hirnschädel ist bei den ♀♀ größenunabhängig kürzer als bei den ♂♂. In den Breitenmaßen ist zwischen den Geschlechtern keine einheitliche Entwicklung zu erkennen. Die weiblichen Schädel sind im Vorderschnauzenbereich größenunabhängig schmaler, in der Tuber-malar-Breite jedoch breiter als die der ♂♂. Im Infraorbitalbereich bestehen nur größenabhängige Unterschiede, die Biorbitalbreite

hingegen ist beim ♀ größenunabhängig geringer und die Jugalbreite größer, während der eigentliche Hirnschädel schmaler ist. Bei der Soemmeringgazelle läßt sich bei einem Vergleich der Geschlechter eine, auch für die kleineren Gazellen charakteristische, Verschiebung des Verhältnisses Gesichts- zu Hirnschädel zugunsten des ersteren im weiblichen Geschlecht erkennen (LANGE, 1970).

2. *Gazella (Nanger) dama* (Damagazelle)

A. Allgemeine Artkennzeichen

Die Damagazelle ist von allen Formen die größte (90–120 cm) und massigste (40–75 kg). Die Fellfärbung variiert individuell und geographisch sehr stark. Die rote Fellfärbung scheint klinhaft von Marokko und dem Senegal nach Osten an Ausdehnung abzunehmen, so daß die Formen im Sudan nur noch am Hals rotbraun gefärbt sind. Farbunterschiede sind jedoch nicht nur geographisch, sondern auch durch die Jahreszeit, ökologische Faktoren, Alter und Zustand des Muttertieres während der Tragzeit beeinflußt (RODE, 1943; GENTRY, 1968). HALTENORTH (1963) unterscheidet drei Hauptfarbvarianten: 1. Eine Dunkelform mit den Unterarten *mhorr* und *damergouensis:* die Körperoberseite und die Schwanzspitze braungelb, der Spiegeloberrand springt seitwärts etwas in das Kruppenbraun vor. Die Unterseite und der Halsfleck sind weiß, der Überaugenstreif und die Backen weißlich, die Stirn und der vom Auge zur Muffel ziehende Augenstreif schwarzbraun bis schwarz. 2. Eine Hellform mit der Unterart *ruficollis:* nur der Hals mit Ausnahme des Kehlfleckes hellrotbraun, Stirn, Rücken und unterste Enden der Beine gelblich, sonst ist das Tier rein weiß. 3. Zwischen 1 und 2 intermediäre Tiere mit der Unterart *dama:* das Weiß des stark vergrößerten Spiegels greift so weit nach vorne über, daß die Braunfärbung des Rückens mit der der Beine nur durch ein schmales Band verbunden ist. Kniebürsten sind gut entwickelt. Die Jungtiere aller Formen sind einheitlich gelbrot und behalten diese Färbung ein Jahr.

Die Hörner der ♂♂ sind leierförmig, verlaufen im untersten Viertel ihrer Länge steil nach oben, schwingen dann – auch stärker divergierend – scharf nach hinten, so daß sie oft fast parallel zur Profillinie des Schädels verlaufen. Im letzten $^{1}/_{3}$ sind sie senkrecht aufwärts gebogen, in den unteren $^{2}/_{3}$ stark gerillt (18–23 Ringe). Ihr Querschnitt ist rundoval. Die weiblichen Hörner sind ähnlich geformt, jedoch kürzer, dünner und etwas stärker geschwungen, die 16–23 Ringe schwächer ausgebildet.

G. dama hat einen langen, rostral sehr schmalen Gesichtsschädel. Die zumeist langen, geschwungenen Praemaxillaria verbreitern sich zum Nasale hin und begrenzen dieses breit. An ihrem rostralen Ende sind sie nach unten gebogen. Die Nasalia sind groß und breit, ihre zentralen Spitzen erheblich länger als die lateralen. Caudal enden sie mit einer rundlichen Spitze im Frontale. Die Supraorbitalforamina sind groß. Die sehr langen und schmalen Lacrimalia sind nach unten gerichtet. Das Tuber malare ist nicht sehr prägnant, die Occipitalregion hoch und senkrecht. Lange und kräftige Processus jugulares überragen die sehr großen und aufgetriebenen Bullae stets deutlich und sind vorwärts und oft auch einwärts gebogen. Die Choane ist breit und läuft spitz ins Palatinum, dessen Naht mit dem Maxillare rundlich stumpf ist. Das Gaumendach ist median eingesenkt, die Molarenreihe gebogen. Die Schädel der ♀♀ sind kaum kleiner, aber erheblich schmaler als die der männlichen Tiere.

B. Biologie

G. dama lebt im offenen, ebenen Steppenland, Buschsteppen, Halbwüsten und Wüsten, dort jedoch seltener als Addax (HALTENORTH, 1963). Ihre Nahrung setzt sich aus Gräsern, Kräutern, Blättern, Knospen, Trieben und Suckulenten zusammen (BLANCOU, 1958; DEKEYSER, 1955; HALTENORTH, 1963; SCLATER und THOMAS, 1898). Besonders bevozugt sie das Laub von Acacia

(SCLATER und THOMAS, 1898) und Blasmodendron africanum (DEKEYSER, 1955). Normalerweise lebt sie gesellig in Trupps von nur 6—20 Tieren, im offenen Gelände und während der von verschiedenen Autoren erwähnten jahreszeitlichen Wanderungen entlang des Südrandes der Sahara jedoch auch in Herden von mehreren hundert Tieren. DEKEYSER (1955) erwähnt Herden bis zu 500 Tieren. Nach BLANCOU (1958), GENTRY (1968) und HALTENORTH (1963) wandert dama während der Regenzeit nach Norden aus dem Sudan weit in die Sahara und kehrt in der Trockenzeit wieder in den Süden zurück. Oft ist sie mit der Dorkasgazelle vergesellschaftet, kommt aber auch in trockeneren und heißeren Gebieten als diese vor (PANOUSE, 1957; HALTENORTH, 1963). Über ihre Biologie ist nicht viel bekannt (PANOUSE, 1957): die Paarungszeit scheint regional unterschiedlich zu sein. In Chad liegt sie im April/Mai, in der Sahara Mai/Juni und im angloägyptischen Sudan im Oktober/November. Nach einer Tragzeit von rund 5 Monaten wird eins, selten zwei einheitlich gefärbte Jungtiere geworfen (DEKEYSER, 1955; HALTENORTH, 1963; PANOUSE, 1957). Zwei Trächtigkeiten im Jahr sind möglich (HALTENORTH, 1963).

C. Verbreitung

Das Vorkommen der Damagazelle erstreckt sich von Rio de Oro durch S-Marokko südwärts bis zum Senegal, nach Osten bis zum Weißen Nil (BROCKLEHURST, 1931; GENTRY, 1968) oder bis zum Blauen Nil (HALTENORTH, 1963) (Abb. 1). JOLEAUD (1929) und GENTRY (1968) ziehen die nördliche Verbreitungsgrenze vom Tal des Noun durch das Dra-Tal in S-Marokko bis zur Tidikelt-Region (27° N, 1—2° O) durch das Ahaggar-Massiv, Bilna (18° 46' N, 12° 50' O) südlich 20° N bis in die Sudan-Republik, wo sie nach BROCKLEHURST (1931) nicht östlich von El Obeid vorkommt. Die Annahme über ein Vorkommen von *G. dama* im Sennar beruht nach GENTRY (1968)) auf nur einem Schädel aus dem Brit. Museum (46. 6. 2. 78) und ihr dortiges Vorkommen sei fraglich. Aber nach SETZER (1956) ist ihr Vorkommen aus dem Sennar bei 13° 35' N, 33° 40' O belegt, auch mir lag aus dem Museum Berlin (No. 2111) ein weiterer Schädel aus dem fraglichen Gebiet vor, so daß der Weiße Nil nicht als östliche Verbreitungsgrenze angesehen werden sollte. Nach JOLEAUD (1929) und HALTENORTH (1963) ist *mhorr* aus S-Marokko vollkommen und *lazanoi* weitgehend ausgerottet, auch der Bestand von *dama* gefährdet und der von *ruficollis* zurückgegangen, so daß sie heute nur noch in Dongalla und Darfur zwischen 13° und 20° N vorkommt. In Marokko sind die Tiere nur noch während der Wanderung anzutreffen (PANOUSE, 1957). Sicherlich reagiert die Damagazelle wegen ihrer Größe auf eine Einengung des Biotops empfindlicher als die kleineren Arten. Das RED DATA BOOK (1966) nennt *G. d. mhorr* als stark bedroht,obgleich über ihren Bestand nichts bekannt ist. Im Zentral-Sudan von Tagout bis zum Chad zählt *dama* noch heute zu den häufigsten Gazellen.

D. Unterarten

Auf Grund der klinhaften Farbveränderungen des Felles von Westen nach Osten sind eine Reihe verschiedener Unterarten beschrieben worden. Da diese Farbvarianten aber wahrscheinlich nicht nur geographisch bedingt, sondern auch jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen sind, wäre eine Prüfung der Unterarten an einer ausreichenden Anzahl von Fellen oder Freilandbeobachtungen notwendig; wahrscheinlich ist es, worauf GENTRY (1968) aufmerksam macht, hierfür schon zu spät. So müssen weiterhin die auf Fellmerkmalen beruhenden, von ALLEN (1939) und HALTENORTH (1963) geführten Unterarten Grundlage für Auseinandersetzungen bilden: 1. *G. d. mhorr:* S-Marokko ab Mogador südwärts; 2. *G. d. lazanoi:* Rio de Oro; 3. *G. d. dama* (incl. *permista):* Senegambien bis Chad; 4. *G. d. damergouensis* (incl. *weidholzi):* Damergou, N-Zinder; 5. *G. d. ruficollis:* Dongalla, Darfur, Kordofan und Sennar.

E. Sexualdimorphismus

Die ♀♀ unterscheiden sich in der äußeren Gestalt von den ♂♂ nur durch die etwas geringere Größe und die kürzeren Hörner, die 80% der Hornlänge der ♂♂ erreichen. Die Hörner der ♀♀ sind nicht nur kürzer, sondern auch relativ dünner, weniger stark gebogen und verlaufen nach Erreichung ihrer größten Auslage annähernd parallel. Der Größenunterschied am Schädel ist zwischen den Geschlechtern außer im Hirnvolumen ♂♂: 166.30 n = 10 V = 13.39 — ♀♀: 146.33 n = 6 V = 13.53), der Praemaxillar-

länge (♂♂: 10.28 n = 15 V = 9.84 – ♀♀: 10.17 n = 9 V = 4.59) und der aboralen Nasalbreite (♂♂: 3.00 n = 12 V = 6.82 – 2.87 n = 8 V = 7.08) in allen anderen Maßen signifikant:

	♂♂			♀♀		
CBL	24.50	(14)	V = 5.63	23.21	(8)	V = 3.04
Hirnlänge	12.30	(14)	V = 3.80	11.26	(8)	V = 4.28
Schnauzenlänge	15.03	(15)	V = 3.10	14.60	(9)	V = 2.66
Molarenreihe	8.54	(15)	V = 1.87	8.27	(9)	V = 3.82
Profillinie	25.86	(12)	V = 4.96	23.90	(9)	V = 4.14
Schnauzenbreite	2.32	(13)	V = 6.60	1.96	(7)	V = 6.36
Tuber-malar-Breite	7.71	(13)	V = 4.79	7.22	(9)	V = 6.76
Infraorbitalbreite	7.20	(15)	V = 7.14	6.66	(9)	V = 4.25
Biorbitalbreite	11.07	(13)	V = 5.32	10.15	(9)	V = 3.81
Jugalbreite	9.92	(12)	V = 4.91	9.32	(8)	V = 4.60
Occipitalbreite	7.65	(10)	V = 6.47	6.74	(6)	V = 4.12
Occipitalhöhe	3.52	(13)	V = 9.07	2.90	(7)	V = 6.77

Die Unterschiede im Occipitalbereich sind auf die schwächere Ausbildung der Hörner beim ♀ zurückzuführen. Bei einem divariaten Vergleich erweisen sich die weiblichen Schädel als annähernd „verkleinerte" männliche. Allerdings ergeben sich auch bei der Damagazelle Verschiebungen im Anteil des Hirn- und Gesichtsschädels an der Gesamtschädellänge: die Schnauze ist größenunabhängig etwas, aber nicht signifikant länger. Immerhin bewirkt auch diese geringe Verlängerung verbunden mit einer Nasalverkürzung eine größenunabhängige Verlängerung der Praemaxillaria. Der Hirnschädel ist nicht nur absolut, sondern auch größenunabhängig beim ♀ kürzer. Folglich haben die ♀♀ auch von *G. dama* einen relativ längeren Gesichts- und kürzeren Hirnschädel als die männlichen Tiere. Der Schädel der weiblichen Tiere bleibt außer in der Schnauzen- und Biorbitalbreite größenbezogen gleich breit wie jener der ♂♂. Die Nasalia behalten sogar absolut die gleiche Breite wie bei den männlichen Schädeln (♂♂: 3.00 n = 12 V = 6.82 – ♀♀: 2.87 n = 8 V = 7.08). Da die Nasenbeine der weiblichen Tiere aber kürzer sind (♂♂: 6.75 n = 13 V = 9.22 – ♀♀: 6.01 n = 9 V = 9.73), ist die Nasenpartie bei den ♀♀ bezogen auf die CBL und die Nasallänge größenunabhängig breiter als beim ♂. Das bestätigt auch der Nasalindex (Nasalbr./Nasall.): ♂♂ 44.66 n = 12; ♀♀ 48.64 n = 8. Die absoluten Größenunterschiede zwischen den Geschlechtern in der Occipitalregion sind nicht größenabhängig, sondern wahrscheinlich durch die unterschiedliche Hornausprägung hervorgerufen. Ein starker Horneinfluß auf die Occipitalregion konnte, im Unterschied zu den anderen Gazellen (Lange, 1970) und den Strepsicerotini (Lenz, 1952) nur bei den *Nanger*-Arten beobachtet werden. Auch bei der Damagazelle macht sich bei den weiblichen Tieren eine gewisse Verlängerung der Schnauzenpartie bei gleichzeitiger Verkürzung des Hirnschädels bemerkbar. Die Occipitalregion wird stark von der Größe der Hörner beeinflußt, so daß sich die hier auftretenden Sexualunterschiede erklären.

F. Vergleich zwischen G. dama und G. soemmeringi

Die Dama- und die Soemmeringgazelle sind nicht nur in ihrer äußeren Gestalt, sondern auch im Schädelbau sehr unterschiedlich. Die Schädel von *dama* sind absolut signifikant größer als die von *soemmeringi*. In den Breitenmaßen ist diese Signifikanz jedoch nicht so hoch. Die kleineren *soemmeringi*-Schädel sind also wahrscheinlich größenunabhängig breiter als diejenigen von *G. dama*. Keinerlei signifikante Unterschiede bestehen in der Schnauzenbreite – wegen des sehr schmalen Rostrums bei *dama* –, der Infraorbitalbreite und der Nasallänge und -breite. *G. soemmeringi* hat also größen-

bezogen längere und breite Nasalia als *G. dama.* Doch wie verhalten sich die Schädelformen beider Arten nach Ausschaltung der absoluten Größe? Keine Unterschiede bestehen in der Hirnschädelproportionierung. Unterschiedlich gestaltet ist jedoch der Gesichtsschädel: *dama* hat eine größenunabhängig längere Schnauzenpartie als *soemmeringi.* Damit im Zusammenhang steht die, allerdings auch im Verhältnis zur Schnauzenlänge, sehr große Länge der Backenzahnreihe bei *dama.* Unabhängig von der Schnauzenlänge kommt es bei *soemmeringi,* obgleich kurzschnäuziger, zu einer größenunabhängigen Verlängerung der Nasalia und gleichzeitig unabhängig von beiden Faktoren zu einer Praemaxillarverlängerung. Von den langen Nasalia ist wiederum auch die größenunabhängig längere Profillinie bei *soemmeringi* abhängig. In allen Breitenmaßen ist *soemmeringi* größenunabhängig breiter als *dama,* jedoch sind diese Unterschiede in der Tuber-malar-, Biorbital- und Hirnschädelbreite nicht signifikant. Die Damagazelle besitzt verglichen mit der Soemmeringgazelle einen im Ganzen relativ schmaleren Schädel, einen gleich gestalteten Hirnschädel und einen relativ längeren Gesichtsschädel.

3. *Gazella (Nanger) granti* (Grantgazelle)

A. Allgemeine Artkennzeichen

Mit einer Körperhöhe von 98 cm (Haltenorth, 1963) gehört die Grantgazelle neben *G. dama* zu den größten Formen der Gattung Gazella. Lediglich *G. g. petersi* vom Tana-River-Gebiet ist kleiner (Lydekker und Blaine, 1914). Das Fell ist je nach Unterart isabell bis rötlich braun gefärbt, zur Kruppe hin dunkler, bei *notata* kräftig braun, Körperunterseiten und Schwanz außer der schwarzen Quaste weiß. Der große t-förmige Spiegel umgreift die Schwanzwurzel, zu der bei *petersi* ein breites, bei *serengetae* ein schmales braunes Band vom Rücken her zieht (Haltenorth, 1963; Lydekker und Blaine, 1914; Sclater und Thomas, 1898). Dadurch ist der Spiegel bei diesen Formen geteilt. Die blaßbraunen bis schwarzen Pygalstreifen fehlen manchmal vollkommen, z. B. bei den Tieren in den Athi Plains (Estes, 1967). Ein blaß- bis dunkelbraunes Flankenband ist außer bei *G. g. lacuum* bei juvenilen und weiblichen Tieren vorhanden, fehlt bei den ♂♂ außer bei *notata* stets. Auf Grund dieses Merkmales wurde *notata* früher von den übrigen Grantgazellen abgetrennt. Von den drei *Nanger*-Arten besitzt nur *G. granti* dieses Flankenband. Deshalb wird sie auch als die der Untergattung *Gazella* am nächsten stehende *Nanger*-Art angesehen (v. Boetticher, 1953; Thenius und Hofer, 1960). Dunkle Kniebürsten sind vorhanden. Die Gesichtszeichnung ist gut ausgeprägt: ein weißer Überaugenstreif zieht vom Hornansatz bis zur Muffel, direkt darunter der dunkle, braun bis schwarze Augenstreif, Stirn dunkler als das übrige Fell, dunkler Nasenfleck vorhanden (Haltenorth, 1963; Sclater und Thomas, 1898). Die Hörner der Grantgazellen-♂♂ sind in ihrer Form sehr variabel, z. T. gleichen sie denen von *G. thomsoni* und *G. leptoceros.* Sie sind sehr lang (55.8 cm n = 73), lateral stark abgeflacht, kräftig und zahlreich geringelt (16 bis 32 Wülste), von der Seite betrachtet steil gestellt und nur schwach s-förmig (Hornsehnenindex: 93.7 % n = 72), von oben gesehen mehr oder weniger divergierend, manchmal leicht leierförmig; die ungeringelten Spitzen vorwärts aufwärts gebogen. In der Unterart *robertsi* divergieren die Hörner zu den Spitzen hin stark. Ihre Spitzen sind hakenförmig auswärts, rückwärts, abwärts gebogen. Nach Lydekker und Blaine (1914) könnte es sich bei den als *robertsi* beschriebenen Tieren um individuelle Varianten handeln. An Hand des vor mir vermessenen Materials läßt sich diese Frage nicht entscheiden, da an den Schädeln meist exakte Fundortangaben fehlten.

Die Hörner der ♀♀ gleichen in ihrer Form den männlichen sehr stark, sind aber nur reichlich halb so lang wie die der ♂♂ (54.5 %), viel zierlicher, fast rund, meist gerade, z. T. aber etwas leierförmig, stets regelmäßig und symmetrisch ausgebildet.

Die Schädel von *G. granti* unterscheiden sich von den übrigen *Nanger*-Arten durch ihren langen Hirnschädel und ihre hohe Occipitalregion. Das Hirnschädeldach ist kaum abgerundet, auf dem verhältnismäßig breiten Parietale ist eine starke Crista ausgebildet. Die großen, verglichen mit ihrer Länge breiten Nasalia enden rund im Frontale. Ihre seitlichen Spitzen sind am oralen Ende länger als die mittleren. Die Ethmoidallücke ist groß und rechteckig. Die breiten Praemaxillaria erreichen die Nasalia oft nicht. Nach Gentry (1964) erinnert der große Maxillar-Nasal-Kontakt an *G. dorcas*. Die Voraugendrüsengrube ist ziemlich flach, das Lacrimale sehr lang, schmal und rechteckig nach unten gebogen. Kräftige, gerade Processus jugulares überragen die großen, aber flachen Bullae kaum. Oft wölbt sich der Knochen des Paroccipitale über die Bullae. Das breite Sphenoidale ist in der Mitte stark gefurcht. Die Choane verengt sich und endet rund oder spitz im Palatinum. Dieses wiederum grenzt rund an das Maxillare. Das Gaumendach ist flach und die Molarenreihe mit den hochkronigen Zähnen gebogen.

Die Schädel der ♀♀ sind ähnlich gestaltet, doch sind die Processus jugulares kürzer, und die Tendenz zur Nasalverbreiterung am oralen Ende ist verstärkt.

B. Biologie

Die Grantgazelle lebt gesellig in Trupps von 6—30 Tieren (Haltenorth, 1963), meist ein ♂ und ca. 15 ♀♀ und Jungtiere (Matschie, 1895). Selten kommt es zu Ansammlungen von 50 bis 100 Tieren wie im Ngorongoro-Krater (Swynnerton, 1958), wo diese durch den begrenzten Lebensraum bedingt sind; im allgemeinen aber in kleineren Herden als die Thomsongazelle und oft mit Zebra, Oryx oder Coke's Hartebeest vergesellschaftet (Bryden, 1899). Besonders häufig ist sie in sandigen Ebenen auf salzhaltigem Boden anzutreffen (Matschie, 1895; Sclater und Thomas, 1898). Da auch sehr viele Sukkulenten bevorzugt aufgenommen werden, ist der Wasserbedarf der Grantgazellen sehr gering und ihr Vorkommen in ariden Gebieten gesichert (Spinage, 1962). Auch im dichteren Buschland und Uferwald ist sie anzutreffen, z. B. am Abhang des Ngorongoro und der Umgebung des Olbalbal (Swynnerton, 1958). Während der Regenzeit wandert sie jedoch dann in offenere Gebiete. Die Hauptnahrung besteht aus Blättern und Kräutern (Estes, 1967; Walther, 1965 u. 1968). Diese ökologische Tatsache steht nach Gentry (1964) mit einem anatomischen Merkmal im Zusammenhang, nämlich der Länge der Praemolarenreihe, deren Index bei der rein grasenden *thomsoni* 57.3 % beträgt, bei *granti* dagegen 60.8 %. Bei meinen Messungen lagen mit 53.1 % bei *thomsoni* und 56.9 % bei *granti* die Indices zwar erheblich unter den von Gentry angegebenen, aber der relative Unterschied blieb derselbe.

Um die ♀♀ oder Reviere werden unter den ♂♂ keine echten Kämpfe ausgetragen, sondern es kommt nur zu gewissen Imponier- und Demutsbezeugungen (Estes, 1967). Die 1 bis 2 Jungtiere können während des ganzen Jahres geworfen werden, Einzelheiten und genaue Tragzeit sind unbekannt (Haltenorth, 1963).

C. Verbreitung

Das Vorkommen von *G. granti* erstreckt sich vom Lake Zwai entlang dem Rift Valley südwärts bis zum Rudolph-See, von dort westwärts durch den südlichen Sudan und ostwärts bis zum Tana (Gentry, 1968; Haltenorth, 1963) (Abb. 1). Ihr heutiges Verbreitungsgebiet ist noch immer sehr groß, aber die Individuenzahl ist zurückgegangen (Gentry, 1968). Wegen ihrer großen Trophäen wird sie stark bejagt und ist in Somalia trotz ihres früher sehr zahlreichen Vorkommens stark dezimiert, kommt aber noch an einigen Stellen des l'Outre Juba vor und ist bei Afmedu und im Reservat von Belexogani häufig (Funaioli und Simonetta, 1961). Nach Swynnerton (1958) beträgt ihre Häufigkeit in der O-Serengeti Hunderte, in der W-Serengeti jedoch noch Tausende.

D. Unterarten

Eine exakte Prüfung der Unterarten konnte an Hand des vorliegenden Schädelmaterials wegen der teilweise sehr ungenauen Fundortangaben nicht durchgeführt werden. In der Fellfärbung wird offensichtlich die Ausprägung und Intensität des Pygalstreifens nach Süden klinhaft stärker (Gentry, 1968). Wegen der großen Variabilität in der Fellfärbung und Hornform sind viele Unterarten beschrieben, deren Existenz aber

zweifelhaft, zumindest nicht ausreichend begründet ist, da zu wenig Material bekannt ist. Mit diesen Einschränkungen werden von GENTRY (1968) und HALTENORTH (1963) neun Unterarten anerkannt: 1. *G. g lacuum:* südl. Äthiopien und SW-Somalia; südl. Lake Zwai. — 2. *G. g. brighti:* SO-Sudan und NW-Uganda; 150 mls östl. Lado. — 3. *G. g. notata:* Lorigi-Berge, westl. M-Kenya; Kisima, Kenya. — 4. *G. g. raineyi:* Guaso-Nyiro-Tal, östl. M-Kenya; Isiola Valley. — 5. *G. g. roosevelti:* Athi-Ebene, westl. SO-Kenya; nahe Nairobi. — 6. *G. g. petersi:* Seydieh-Provinz, östl. SO-Kenya; nahe der Mündung des Tana River. — 7. *G. g. granti:* östl. M- und N-Tanzania; west. Nondwa, südwestl. Dodoma District. — 8. *G. g. serengetae:* mittl. N-Tanzania; Taveta, Kenya (3° 25' S, 37° 40' O). — 9. *G. g. robertsi:* NW-Tanzania; Nahe Mwanza, Tanzania.

Offensichtlich nimmt jedoch nicht nur die Intensität der Pygalstreifenausbildung nach Süden klinhaft zu, sondern auch die Größe der Formen. Eine Ausnahme in der Regel bilden nur *petersi* und *robertsi*. Erstere ist durch ihre geringe Körpergröße bekannt. *G. g. robertsi* wurde bei meinen Untersuchungen jedoch auf Grund der Hornform und nur vereinzelt auf Grund der Fundorte bestimmt. Deshalb könnten u. U. wegen der in Teil A angeführten Bedenken Fehlbestimmungen vorliegen. Die Unterarten *granti* und *serengetae* stimmen am Schädel außer in der Form der Nasalia in allen wichtigen Schädelmerkmalen überein, weisen jedoch wie erwähnt eine unterschiedliche Ausbildung des Spiegels auf.

E. Sexualdimorphismus

Bei der Grantgazelle ist ein Sexualdimorphismus in der äußeren Gestalt auffallend. Die ♀♀ sind nicht nur kleiner und haben schwächere Hörner, sondern außer in der Unterart *notata,* ist nur bei ihnen und den Jungtieren ein Flankenband ausgebildet. Die Hörner der ♀♀ sind kürzer und dünner, gleichen in ihrer Form denen der ♂♂ aber sehr, wie die Hornindices zeigen:

	♂♂	♀♀
Hornspitzenindex	86.9 % (75)	87.1 % (18)
Hornsehnenindex	93.7 % (72)	96.3 % (20)

Die Schädel beider Geschlechter sind in allen absoluten Maßen signifikant verschieden. Deshalb muß zur Entscheidung, ob der Sexualdimorphismus nur größenkorreliert oder größenunabhängig ist, wiederum ein divariater Vergleich durchgeführt werden. Dabei ergeben sich zwischen den Geschlechtern eine Reihe von Unterschieden, insbesondere am Hirnschädel: die Hirnkapsel der ♀♀ ist größenunabhängig kürzer und schmaler als die der ♂♂. So erklärt sich das relativ geringe Hirnkapselvolumen im weiblichen Geschlecht. Trotz der geringen Breite des Hirnschädels und der schwächeren Hörner ist die Jugalbreite beim ♀ größenbezogen relativ größer. Stark vom Horneinfluß geprägt ist die Occipitalpartie, so daß die ♀♀ nicht nur in der Occipitalhöhe, sondern auch in der -breite größenunabhängig kleiner sind. Wie auch bei den Arten der Untergattung *Gazella* (LANGE, 1970), ist die Schnauzenpartie im weiblichen Geschlecht größenunabhängig verlängert. Damit im Zusammenhang stehen die relativ langen Praemaxillaria und Nasalia. Man kann feststellen, daß die ♀♀ im Vergleich mit den ♂♂ einen größenunabhängig kurzen und schmalen Hirnschädel und damit im Zusammenhang stehend ein relativ geringes Hirnkapselvolumen haben, ihre Schnauze aber größenunabhängig länger und im Tuber-malar-Bereich breiter ist. Auch in der Jugalbreite treten geringfügige größenunabhängige Wandlungen auf.

F. Vergleich mit G. dama und G. soemmeringi

Verglichen mit *G. dama* hat *G. granti* eine etwas geringere CBL (*dama:* 24.50 n = 14 V = 5.63 – *granti:* 24.24 n = 72 V = 4.14). Diese Unterschiede sind nicht signifikant, können sich aber bei der divariaten Analyse auswirken. In den verschiedenen absoluten Maßen ergeben sich signifikante Unterschiede. So hat *granti* absolut einen erheblich längeren Hirnschädel (13.12 n = 80 V = 4.51) als *dama* (12.30 n = 14 V = 3.80). Dies wird in der divariaten Analyse noch deutlicher. Der Gesichtsschädel hingegen ist bei *granti* kurz (*granti:* 14.18 n =75 V = 2.88 – *dama:* 15.03 n = 15 V = 3.10). Dieser prägnante Unterschied zwischen beiden Arten drückt sich auch gut im Verhältnis Hirnlänge Schnauzenlänge aus (*dama:* 81.9 % n = 14 – *granti:* 93.7 % n = 74). Im Zusammenhang mit der langen Schnauzenpartie stehen bei *dama* auch die absolut und größenunabhängig längere Molarenreihe (*dama:* 8.54 n = 15 V = 1.87 – *granti:* 7.88 n = 80 V = 3.96) und die absolut signifikant längeren Nasalia (*dama:* 6.75 n = 13 V = 9.92 – *granti:* 6.08 n = 72 V = 10.75), deren Länge jedoch größenabhängig ist. Auch die Praemaxillaria sind bei *dama* absolut erheblich länger (*dama:* 10.28 n=15 V = 9.84 – *granti:* 8.75 n = 74 V =5.30). Ihre Länge ist in erster Linie durch die größere Länge der Schnauze hervorgerufen, da diese Unterschiede zwischen *G. dama* und *G. granti* größenunabhängig sind. Bei der Grantgazelle ist jedoch trotz kürzerer Nasalia durch stärkere Frontalaufwölbung zwischen den Hörnern die Profillinie größenunabhängig länger als bei *dama*. Univariat sind diese Unterschiede nicht signifikant (*dama:* 25.86 n = 12 V = 4.96 – *granti:* 26.56 n = 75 V = 4.30), so daß sich in diesem Fall die nicht signifikant kleinere CBL und die nicht signifikant größere Profillinie von *granti* addieren. Der Hirnschädel von *granti* ist erheblich länger als der von *dama*, so daß das größenunabhängig höhere Hirnvolumen bei *granti* verständlich ist. In der Schädelbreite entsprechen sich beide Formen weitgehend, lediglich in der Infraorbitalbreite ist *granti* größenunabhängig schmaler, in der Jugal- und Occipitalbreite, unter dem Einfluß der langen Hörner, breiter als *dama*. Sieht man von den wahrscheinlich durch die unterschiedliche Hornausprägung beeinflußten Unterschieden am Schädel ab, so liegen die wichtigsten Eigenheiten der Schädel zwischen beiden Formen in dem verschieden großen Anteil, den Hirn- und Gesichtsschädel haben. Durch diese Veränderungen sind weitere Umbildungen am Schädel beeinflußt, z. B. die Länge der Molarenreihe und der Praemaxillaria.

Bei einem Vergleich zwischen *G. granti* und *G. soemmeringi* muß der absolute Größenunterschied zwischen beiden Formen ausgeschaltet werden (CBL: *soemmeringi:* 23.17 n =69 V = 3.05 – *granti:* 24.24 n = 72 V = 4.14). Die beiden Arten sind außer in der Länge der Molarenreihe (*soemmeringi:* 7.79 n = 75 V = 5.84 – *granti:* 7.88 n = 80 V = 3.96) in allen anderen absoluten Maßen signifikant verschieden. Bei der divariaten Analyse ergeben sich außer in der Biorbitalbreite, die von der absoluten Größe stets erheblich beeinflußt wird, in allen Korrelationen zur CBL, bzw. Schnauzenlänge größenunabhängig Veränderungen: die kleineren *soemmeringi*-Schädel sind also anders gebaut als die größeren *granti*-Schädel. Und zwar ist der Gesichtsschädel von *soemmeringi*, ebenso wie der von *dama*, größenunabhängig länger als der von *granti*. Die Grantgazelle hingegen hat einen nicht größenkorreliert längeren Hirnschädel als die beiden anderen Nanger-Arten. Außer in der Jugalbreite ist *granti* in allen anderen Breitenmaßen größenunabhängig größer, besitzt also einen relativ breiteren Schädel als die Soemmeringgazelle.

IV. Vergleich der Untergattung *Nanger* mit den kleineren Gazellenarten

Bei einem Vergleich der Untergattung *Nanger* mit allen kleinen Formen der Gattung *Gazella* ergeben sich in den Breitenmaßen des Gesichtsschädels größenunabhängige Ver-

änderungen. Die kleinen Arten sind stets größenunabhängig breiter als die größeren der Untergattung *Nanger.* Auch innerhalb dieser Untergattung besitzt die größte Form, *G. dama,* größenunabhängig den relativ schmalsten Schädel.

Eine allometrische Verschmälerung stellte Klatt (1913) bereits innerartlich am Hundeschädel fest. Jedoch war die relative Schmalheit großer Schädel größenabhängig. Bohlken (1964) dagegen konnte darüber hinaus innerartlich auch größenunabhängige Proportionsänderungen bei einem Vergleich zwischen Wild- und Hausrindern ermitteln. Bei den Gazellen sind solche größenunabhängigen Veränderungen nicht nur innerartlich, sondern auch zwischenartlich zu beobachten, wie sich an der relativen Gesichtsschädelbreite zeigt.

Die Breite des Hirnschädels wird größenabhängig verändert: die größeren *Nanger*-Arten besitzen stets einen relativ breiteren Hirnschädel. Die übrigen Schädelbreiten sind zwischen den einzelnen Formen größenabhängig oder -unabhängig abgewandelt, aber stets erstreckt sich diese Veränderung über die ganze Gattung *Gazella.*

In der Länge der Hirnkapsel jedoch kommt es unabhängig voneinander in beiden Untergattungen zu einer Parallelentwicklung: die Thomsongazelle in der Untergattung *Gazella* (Lange, 1970) und die Grantgazelle in der Untergattung *Nanger* besitzen einen größenunabhängig sehr langen Hirnschädel und nehmen dadurch innerhalb ihrer Untergattung eine gewisse Sonderstellung ein. Sie scheinen zumindest in diesem Merkmal die jeweils am höchsten evoluierte Form ihrer Gruppe zu sein.

Der ganzen Gattung gemeinsam ist ein stark ausgeprägter Sexualdimorphismus. Die weiblichen Tiere sind stets kleiner als die männlichen, und ihre Hörner sind mehr oder weniger stark reduziert. Arten mit stark reduziertem Gehörn im weiblichen Geschlecht gelten als phylogenetisch hoch entwickelt. Für die ♀♀ aller Arten ist die größenunabhängige Verlängerung des Gesichtsschädels und damit eine Veränderung des Verhältnisses Hirnschädel/Gesichtsschädel charakteristisch.

V. Schlußbetrachtung

Wie aus dieser Studie hervorgeht, kommt es in der Gestaltung des Schädels, in der Hornform und in der Intensität der für die Mehrzahl der kleineren Gazellen typischen Fellzeichnung (dunkles Flankenband, dunkler Pygal-, Backen- und Nasen-Stirn-Streifen; weißer Überaugenstreifen) innerhalb der Untergattung *Nanger* zu Abwandlungen.

Welche Merkmale als ursprünglich oder abgeleitet angesehen werden dürfen, läßt sich am leichtesten für den Schädel beurteilen, da zum Vergleich Fossilmaterial herangezogen werden kann. Auch für die Hornform sind so einige Rückschlüsse möglich. Da sich jedoch wie bei der Untergattung *Gazella* (Lange, 1970) die phyletische Entwicklung von Einzelmerkmalen nicht gleichmäßig vollzog, kann durch eine Schädelbetrachtung kein eindeutig primitiver Typ charakterisiert werden, so daß auch für die Zeichnungselemente des Felles keine Rückschlüsse hinsichtlich der phylogenetischen Stellung möglich sind.

Hier kann jedoch die biogenetische Regel weiterführen: die Zeichnung der Jungtiere kann Aufschluß geben, ob das Vorhandensein oder Fehlen der Zeichnung als ursprünglich anzusehen ist. Offensichtlich führt diese Methode weiter. Denn sieht man die bei den meisten Gazellen auftretende Fellzeichnung als ursprünglich an, weil in diesem Fall die Annahme gerechtfertigt ist, daß sich gleiche Erbanlagen einer Stammform unverändert erhalten, so lassen sich die Arten der Untergattung *Nanger* als höher evoluiert bezeichnen, weil sich bei ihnen Zeichnungselemente abwandelten oder verschwanden.

Den adulten ♂♂ aller drei Nanger-Arten fehlt ein Flankenband, bei zweien *(soemmeringi, dama)* ein Pygalband und bei einer Art *(dama)* sogar die Gesichtszeichnung.

Außerdem ist bei der Damagazelle das Fell nicht mehr einheitlich gelbbraun gefärbt, sondern in verschiedene Anteile rot und weiß aufgegliedert. Bei *G. granti* besitzen die Jungtiere und die ♀♀, die auf Grund der Schädelanalyse als „phylogenetisch primitiver" zu werten sind als die ♂♂, noch ein Flankenband und die Jungtiere von *dama* besitzen noch ein einheitlich gefärbtes Fell. Auch auf Grund der in dieser Untergattung auftretenden Färbungsunterschiede in Jugend- und Alterskleid möchte ich ein einheitlich gefärbtes Fell und die Ausbildung der Gesichtszeichnung, des Flanken- und Pygalstreifens als ursprünglich ansehen. Auch bei den kleineren Gazellen sind Reduktionen der Zeichnungselemente zu beobachten (Lange 1970). Es läßt sich demnach bei der Gattung *Gazella* der Übergang von einem stark gezeichneten Fell (Untergattung *Gazella*) unter Verlust dieser Zeichnung (*rufifrons, granti, soemmeringi*) zu einem einheitlich hellen (Untergattung *Trachelocele*) und schließlich zu einem farblich ganz neu aufgeteiltem Fell (*dama*) finden.

Betrachtet man die Hornform, so kann auf Grund der Fossilfunde ein ± stark geschwungenes, lateral wenig abgeflachtes Horn als ursprünglich gelten. Von diesem Typ, dem rezent die Hornform von *G. dorcas* weitgehend entsprechen dürfte, lassen sich die rezenten Hornformen ableiten: 1. ein weniger progressiver Typ: lange schwach divergierende, s-förmige Hörner mit z. T. großer Lateralkompression (*thomsoni*), die zumindest im oberen Teil oft eine Tendenz zur Leierform zeigen (*granti*), 2. phyletisch fortschrittlichere, leierartige Hörner (*sommeringi*) und schließlich 3. ein vielleicht durch eine starke Krümmung und gleichzeitige Stauchung der s-förmigen Hörner zustande gekommener Typ, wie wir ihn bei *G. dama* finden (Abb. 2).

An der Untergattung *Nanger* läßt sich zeigen, daß zwischen der Intensität der Fellzeichnung und der Hornform ein Zusammenhang besteht: Mit zunehmender Reduktion der Fellzeichnung sind progressivere Horntypen verknüpft. Die Grantgazelle, welche die meisten Zeichnungselemente aufweist, besitzt s-förmige Hörner mit starker Lateral-

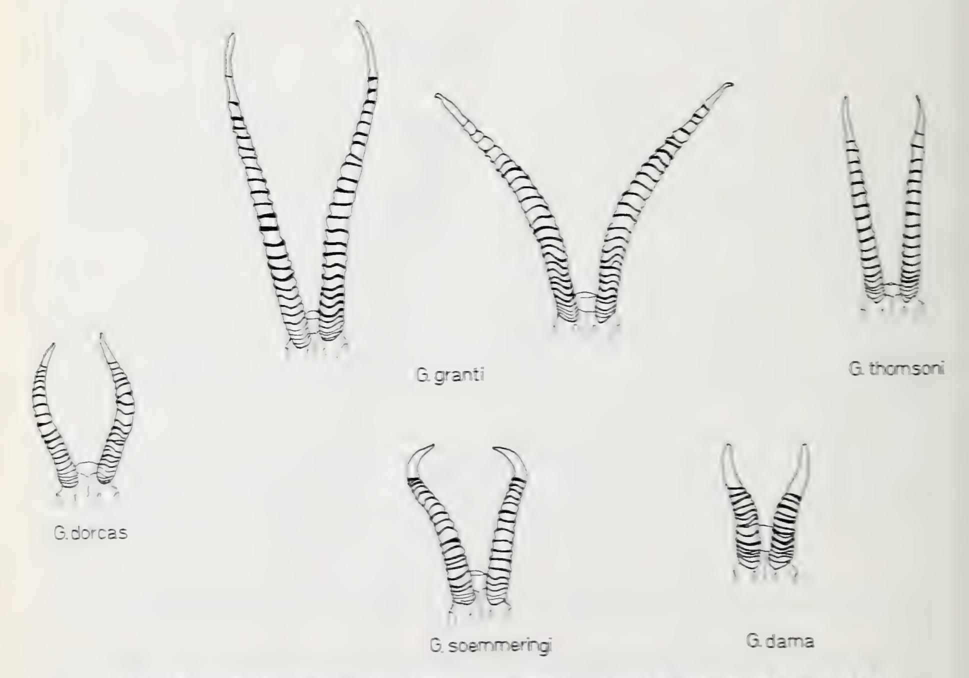


Abb. 2. Entwicklungstypen der Hornformen (Schädel auf gleiche Größe gebracht)

kompression, die Soemmeringgazelle, der das Flankenband vollkommen fehlt, die fortschrittlicheren leierförmigen. Die Damagazelle scheint auch in diesem Merkmal, der Form der Hörner, am weitesten phyletisch entwickelt zu sein. Da auch in der Untergattung *Gazella* (LANGE, 1970) die leierartige Hornform bei Gruppen auftritt, bei denen ähnlich wie bei *Nanger* gleichzeitig eine Reduktion der Zeichnungselemente beobachtet werden kann, darf man wohl die Leierform als abgeleitet ansehen. Offensichtlich verlaufen diese Abwandlungen in der äußeren Gestalt synchron.

Schädelmerkmale haben jedoch oft andere Veränderungen erfahren als Merkmale der äußeren Gestalt (LANGE, 1970). Als fortschrittliche Merkmale am Schädel gelten: Verkürzung des Gesichtsschädels, Verlängerung des Hirnschädels, Verkürzung und aborale Verbreiterung der Nasalia über die Ethomidallücke, großer Praemaxillar-Nasal-Kontakt und offensichtlich eine konvexe Naso-Frontal-Naht.

Es erhebt sich die Frage, inwieweit die einzelnen Arten auf Grund der Merkmale in der Fellfärbung, der Hornform und des Schädelbildes als fortschrittlich zu gelten haben und inwieweit auftretende Abwandlungen von Merkmalskomplexen inner- oder zwischenartlich einem Trend folgen oder mosaikartig sind. Für die Fellzeichnung lassen sich solche zwischenartliche Trends in der Untergattung *Nanger* erkennen: Für alle Arten ist das Fehlen eines Flankenbandes charakteristisch, bei *G. granti* tritt es aber nicht nur bei Jungtieren und ♀♀ auf, sondern in der Unterart *notata* sogar auch bei adulten ♂♂. Gleichzeitig fehlt es aber bei der nördlichsten Unterart *lacuum* auch den ♀♀ und Jungtieren, so daß sich innerartlich eine Reduktion des Flankenbandes beobachten läßt. Gleichzeitig nimmt die Intensität der Fellfärbung und des Pygalstreifens innerartlich von S und N ab, so daß die vollkommene Reduktion des Flankenbandes bei *lacuum* als konsequente Fortführung dieser klinhaften Aufhellung angesehen werden kann. Bei der Soemmeringgazelle ist die Gesichtszeichnung ebenfalls kräftig ausgebildet, ein Pygalband fehlt dagegen meist, lediglich in der südlichsten Unterart *butteri* schwach angedeutet (ebenfalls S-N-Klin). Bei *G. dama* sind alle Zeichnungselemente und, außer bei Jungtieren, auch die einheitliche Fellfärbung verlorengegangen: das Fell ist in weiße und rotbraune Fellzonen aufgegliedert. Die Ausdehnung der rotbraunen Fellfärbung nimmt klinhaft von W nach O ab.

Zwischen den kleineren Gazellen und der Untergattung *Nanger* können in der äußeren Gestalt Trends zur Reduktion der Zeichnungselemente und einer Umgestaltung der Hornform erkannt werden. Jedoch unterliegen diese Entwicklungen keinem geographischen Klin, sondern sind stammesgeschichtlich bedingt. Das besagt, daß zwar gewisse Entwicklungstendenzen erkannt werden können, es sich jedoch stets um Parallelbildungen handelt. Die einzelnen Zwischenstufen (z. B. *G. granti*) sind also keine echten Übergangsformen, sondern nur theoretisch denkbare Zwischenglieder einer stammesgeschichtlichen Entwicklungskette.

Im Hinblick auf die äußere Gestalt dürfen die *Nanger-Arten*, verglichen mit den kleineren Gazellen, als phylogenetisch höher entwickelt gelten. Hinsichtlich der Schädelmerkmale kann jedoch ebenso wie bei manchen Arten der beiden anderen Untergattungen (LANGE, 1970) innerhalb der Untergattung *Nanger* keine einheitliche Tendenz erkannt werden. *G. dama* hat zwar einen verhältnismäßig großen Praemaxillar-Nasal-Kontakt, andererseits sind Gesichtsschädel, Molaren- und Praemolarenreihe sehr lang. Ähnlich ist die Situation bei *soemmeringi*. Bei der Grantgazelle dagegen ist zwar der Hirnschädel sehr lang, die Molarenreihe kurz und die Praemolarenreihe sehr kurz (abgeleitete Merkmale), der Praemaxillar-Nasal-Kontakt dagegen sehr gering oder wie bei *G. dorcas* manchmal ganz fehlend.

Bei einem Vergleich mit dem Springbock *(Antidorcas marsupialis)* erweisen sich die *Nanger*-Schädel als größenunabhängig schmaler und im Occipitalbereich flacher. Gegenüber *G. granti* wird die unterschiedliche Gestaltung des Hirnschädels und der allgemeinen Schädelkonstruktion besonders deutlich. Wegen der vielen Sondermerkmale in der

äußeren Gestalt (u. a. Ausbildung der Rückenfalte) und im Schädelbau (Reduktion der oberen Praemolaren u. a.) darf der Springbock als höher evoluiert gelten als die Gattung *Gazella* (LANGE, 1970).

Bei den *Nanger*-Arten drückt sich der Sexualdimorphismus wie auch bei den kleineren Gazellen durch eine geringere Gesamtgröße und eine Reduktion der Hörner im weiblichen Geschlecht aus. Durch einen Horneinfluß hervorgerufen kommt es bei den geringer behornten ♀♀ zu einer Abrundung des Hirnschädels und damit zu einer geringeren Occipitalhöhe, einer Tatsache, die schon von LENZ (1952) an Strepsicerotini beobachtet werden konnte. Bei den *Nanger*-Arten kommt es unter dem Horneinfluß auch zu einer Verschmälerung der Occipitalregion im weiblichen Geschlecht, was von LENZ (1952) nicht beobachtet werden konnte. Am Schädel sind beim ♀ größenunabhängig der Hirnschädel kürzer, der Gesichtsschädel länger, ebenso die Molarenreihe und die Nasalia. Verschiedentlich sind diese Unterschiede nicht nur relativ, sondern sogar absolut, jedoch nicht signifikant, vorhanden. Hinsichtlich dieser Merkmale stehen die ♀♀ auf einer „phylogenetisch" tieferen Stufe als die ♂♂. Da eine solche Verlängerung des gesamten Gesichtsschädels nicht nur bei den *Nanger*-Arten, sondern auch bei den kleineren Gazellen und den Antidorcatini (LANGE, 1970) sowie den Strepsicerotini (LENZ, 1952) und Bovini (BOHLKEN, 1962) zu beobachten ist, darf eine größenunabhängige Verlängerung der Schnauzenpartie bei den weiblichen Tieren als wohl für alle Boviden charakteristisch angesehen werden.

Wie bei den kleineren Gazellen kommt es auch in der Untergattung *Nanger* sowohl zwischen- als auch innerartlich zu Mosaikentwicklungen, und abgeleitete und ursprüngliche Merkmale überschneiden sich. Evolutive Trends lassen sich zwar für einzelne Merkmale, jedoch nicht für ganze Merkmalskomplexe erkennen.

Zusammenfassung

Von den Gazellen wurde an einem umfangreichen Material der Untergattung *Nanger* eine allometrische Analyse durchgeführt und die Ergebnisse mit anderen morphologischen Merkmalen wie Fellzeichnung und Hornform in Beziehung gesetzt.

In der Fellzeichnung, die wegen der gegenüber den übrigen Gazellen auftretenden Unterschiede sowie wegen derjenigen zwischen Jugend- und Alterskleid als abgeleitet angesehen wird, können sowohl zwischenartliche Trends als auch innerartlich klinhafte Veränderungen erkannt werden. Zwischen der Intensität der Fellzeichnung und der Hornform wurde ein Zusammenhang erkannt: mit zunehmender Reduktion der Zeichnung sind progressivere Horntypen verknüpft. Hinsichtlich der äußeren Merkmale werden die Nanger-Arten als phylogenetisch höher entwickelt angesehen.

Im Hinblick auf die Schädelmerkmale konnte keine einheitliche Tendenz beobachtet werden: *G. granti* scheint den progressivsten Typ der Spiegelgazellen zu verkörpern.

Im Vergleich mit der um nur ein weniges kleineren Gattung *Antidorcas* ergeben sich stärkere größenunabhängige morphologische Unterschiede als gegenüber den kleineren Gazellen.

Der Sexualdimorphismus drückt sich durch eine geringere Gesamtgröße und eine Reduktion der Hörner im weiblichen Geschlecht aus. Bei *G. granti* kommen außerdem noch Zeichnungsunterschiede hinzu. Außerdem besitzen die ♀♀ stets einen größenunabhängig längeren Gesichts- und kürzeren Hirnschädel. Bei einem Vergleich der Geschlechter kann der Horneinfluß auf die Occipitalregion erkannt werden.

Summary

225 skulls of the subgenus *Nanger* (genus *Gazella)* were analysed by allometric methods and results were compared with other morphological characteristics like skin colour, horn shape etc.

The skin colour of the *Nanger*-species is evoluted because of the differences in the skin colour between young and adult individuals and between the subgenera *Gazella* and *Nanger*, Interspecific trends and innerspecific clines could be recognized.

A connection could be recognized between the skin colour and the horn shape: more pro-

gressive types of the horns are connected with a reduction of the skin signs. In respect of the exterior characteristics the *Nanger*-species are recognized as higher evoluted than the smaller gazelles.

In regard of the characteristics of the skull no uniform tendency could be seen: *G. granti* seems to be the most evoluted *Nanger*-species.

Compared with the genus *Antidorcas,* being a little bit smaller, the size-independant morphological differences are more important than those compared with the smaller gazelles.

The females are smaller and have smaller horns as an expression of a sexual dimorphism. Besides in *G. granti* differences of the skin colour could be seen. As in other Bovidae a prolongation of the facial crane and a reduction of the braincase are found, and the influence of the horns on the occipitalregion could be observed.

Literatur

Allen, G.: A Checklist of African Mammals. Bull. Mus. Comp. Zool., Mass., 83; Cambridge, 1939 (Nachdruck 1954).

Blancou, L. (1958): Distribution geographique des Ongulés d'Afrique Equatoriale Française en relation avec leur écologie. Mammalia **22**, 294—316.

— (1958): Note sur le statut actuel des Ongulés d'Afrique Equatoriale Française. Mammalia **22**, 399—405.

Boetticher, H. v. (1953): Gedanken über eine natürliche systematische Gruppierung der Gazellen (Gazellae). Z. Säugetierkunde **17**, 83—92.

Bohlken, H. (1958): Vergleichende Untersuchungen an Wildrindern (Trib. Bovini Simpson, 1945), Zool. Jb. **68**, 113—202.

— (1961): Allometrische Untersuchungen an den Schädeln asiatischer Wildrinder. Z. Säugetierkunde **26**, 147—154.

— (1962): Probleme der Merkmalsbewertung am Säugetierschädel, dargestellt am Beispiel Bos primigenius Bojanus, 1827. Morphol. Jb. **103**, 509—661.

— (1964): Vergleichende Untersuchungen an den Schädeln wilder und domestizierter Rinder. Z. w. Z. **170**, 323—418.

— (1967): Beitrag zur Systematik der rezenten Formen der Gattung Bison, H. Smith, 1827. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **5**, 54—110.

Brocklehurst, H. C. (1931): Game animals of the Sudan, and their habitats and distribution. Gurney & Jackson, London.

Brooke, V. (1873): On the Antelopes of the Genus Gazella and their distribution. Proc. Zool. Soc. Lond., London, 535—554.

Bryden, H. A. (1899): Great and small game of Africa. Rowland Ward, London.

De Beaux, O. (1922): Mammiferi Abissini e Somali. Atti Soc. ital. Sci. nat. **61**, 21—34.

— (1923): Mammiferi della Somalia Italiana. Atti Soc. ital. Sci. nat. **62**, 247—316.

Dekeyser, P. (1955): Les Mammifères de l'Afrique Noire Française. Inst. franc. d'Afr. Noire, Dakar.

Dolan, J. M. (1963): Beitrag zur systematischen Gliederung des Tribus Rupicaprini Simpson, 1945. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **1**, 311—407.

Drake-Brockmann, R. E. (1910): The Mammals of Somaliland. Hurst & Blankett, London.

Duerst, J. U. (1925): Vergleichende Untersuchungsmethoden am Skelett bei Säugern. In Abderhalden Handb. biol. Arbeitsmeth. Abt. 7; Bern.

Estes, R. D. (1969): The Comparative Behaviour of Grant's and Thomson's Gazelles. J. Mammal. **48**, 189—209.

Funaioli, U., et Simonetta, A. (1961): Statut actuel des Ongulés en Somalie. Mammalia **25**, 97—111.

Geigy, A. G. (1960): Pharmazeut. Abt. (Herausg.): Documenta Geigy, wissenschaftliche Tabellen. Basel.

Gentry, A. W. (1964): Skull characters of African Gazelles. Ann. Mag. Nat. Hist. **13** (7), 353—382.

— (1968): Preliminary Identification Manual for African Mammals: 9. Artiodactyla: Genus Gazella. Smith. Inst. U.S. Nat. Mus., Washington.

Haltenorth, T. (1963): Klassifikation der Säugetiere: Artiodactyla I. Handb. Zool. **32**; Berlin.

Herre, W. (1962): Zur Problematik des Verhältnisses innerartlicher Ausformung zu zwischenartlichen Umbildungen. Zool. Anz. **169**, 68—77.

— (1964): Zur Problematik der innerartlichen Ausformung bei Tieren. Zool. Anz. **172**, 403—425.

— und Röhrs, M. (1955): Über die Formenmannigfaltigkeit des Gehörns der Caprini Simpson, 1945; Zool. Gart. (N. F.) **22**, 85—110.

Heyden, K. (1969): Studien zur Systematik von Cephalophinae Brooke, 1876; Reduncini Simpson, 1945; und Peleini Sokolow, 1953 (Antilopinae Baird, 1857); Z. w. Z. **178**, 348—441.

Joleaud, L. (1929): Etudes de géographie zoologique sur la Berberie. Les. Ruminants. V. Les Gazelles. Bull. Soc. Zool. Franc. **54**, 438—457.

Klatt, B. (1913): Über den Einfluß der Gesamtgröße auf das Schädelbild nebst Bemerkungen über die Vorgeschichte der Haustiere. Arch. Entw. mech. **36**, 387—471.

Knottnerus-Meyer, T. (1907): Über das Tränenbein der Huftiere. Arch. Naturgesch. **73**, 1—152.

Lange, J. (1970): Ein Beitrag zur phylogenetischen Stellung des Springbockes (Antidorcas marsupialis Sundevall, 1847). Z. Säugetierkunde **35**, 65—75.

— Studien an Gazellenschädeln. Ein Beitrag zur Systematik der kleineren Gazellen (Gazella Blainville, 1816) (im Druck).

Lenz, C. (1952): Vergleichende Betrachtungen an Antilopen. Die Systematik der Gattung Alcelaphus und Strepsiceros. Zool. Jb. Abt. Allg. Zool. Phys. **63**, 404—476.

Lydekker, R., and Blaine, G. (1914): Catalogue of the Ungulate Mammals in the British Museum (N. H.), Vol. III; London.

Mackenzie, P. Z. (1954): Catalogue of the Wild Mammals of the Sudan. — Artiodactyla and Perissodactyla. Sudan Mus. (N. H.), Publ. **4**, 1—21.

Matschie, P. (1895): Die Säugethiere Deutsch-Ost-Afrikas. D. Reimer, Berlin.

Moeller, Walb. (1968): Allometrische Analyse der Gürteltierschädel. Ein Beitrag zur Phylogenie der Dasypodidae, Bonaparte, 1838. Zool. Jb. Anat. **85**, 411—528.

Panouse, J. (1957): Les Mammifères du Maroc. Trav. Inst. Scient. Chêrifien, Sér. Zool., No. 1, 1—206.

Red Data Book (1966): Red Data Book, Vol. I; Mammalia, a compilation by Noel Simon. I. U. C. N., Morges.

Rempe, U. (1962): Über einige statistische Hilfsmittel moderner zoologisch-systematischer Untersuchungen. Zool. Anz. **169**, 93—140.

Rode, P. (1943): Faune de l' Empire Française. Mammifères ongulés de l' Afrique du Nord. Larose, Paris.

Röhrs, M. (1958): Allometrische Studien in ihrer Bedeutung für Evolutionsforschung und Systematik. Zool. Anz. **160**, 277—293.

— (1959): Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. Z. w. Z. **162**, 1—95.

— (1961): Allometrie und Systematik. Z. Säugetierkunde **26**, 130—137.

Sclater, P., and Thomas, O. (1898): The Book of Antelopes, Vol. III. R. H. Porter, London.

Setzer, H. (1956): Mammals of the Anglo-Egyptian Sudan. Proc. U. S. Mus. Nat. **106**, 447 bis 587.

Spinage, C. A. (1962): Animals of East Africa. Collins, London.

Stockhaus, K. (1965): Metrische Untersuchungen an Schädeln von Wölfen und Hunden. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **3**, 157—258.

Swynnerton, G. (1958): Fauna of the Serengeti National Park. Mammalia **22**, 435—450.

— and Hayman, R. (1950): A checklist of the land mammals of the Tanganyika Territory and the Zansibar Protectorate. J. E. Afr. Nat. Hist. Soc. **20**, 274—369.

Thenius, E., und Hofer, H. (1960): Stammesgeschichte der Säugetiere. Springer, Göttingen.

Walther, F. (1964): Zum Paarungsverhalten der Soemmeringgazelle (Gazella soemmeringi Cretzschmar, 1826). Zool. Gart. (N. F.) **29**, 145—160.

— (1965): Verhaltensstudien an der Grantgazelle im Ngorongoro-Krater. Z. Tierpsych. **22**, 167—208.

— (1968): Das Verhalten der Gazellen. Neue Brehm-Bücherei H. 373; Wittenberg.

Anschrift des Verfassers: Dr. J. Lange, 7 Stuttgart 50, Wilhelma Postfach 501227

Freilandbeobachtungen an Giraffengazellen *(Litocranius walleri)* im Tsavo-Nationalpark, Kenia

Von WALTER LEUTHOLD

Tsavo Research Project Voi, Kenia

Eingang des Ms. 28. 9. 1970

I. Einleitung

Die Giraffengazelle, *Litocranius walleri* (Brooke, 1878), auch Gerenuk genannt, ist eine der eigentümlichsten Gestalten unter den Antilopen Afrikas (Abb. 1). Da sie vorwiegend in relativ trockenen Buschgebieten vorkommt, ist über ihre natürliche Lebensweise viel weniger bekannt als bei Verwandten, die in offener Savanne oder Steppe leben, z. B. Thomsongazellen *(Gazella thomsoni)*. Eine monographische Bearbeitung durch SCHOMBER (1963, 1966) stützt sich ausschließlich auf Informationen aus zweiter Hand, teils auf Berichte von Forschungsreisenden aus der Zeit der Jahrhundertwende, teils auf die Studien von BACKHAUS (1958, 1960), WALTHER (1958, 1961, 1968) und KIRCHSHOFER (1963) über Verhalten und Fortpflanzung der Art im Frankfurter Zoo. Neuere Beobachtungen aus dem Freileben des Gerenuk fehlen jedoch weitgehend (siehe aber ULLRICH 1963). Diese Arbeit soll dazu beitragen, die Lücken zu schließen. Da die Untersuchungen weitergehen, ist sie als vorläufiger Zwischenbericht zu betrachten.

Die Arbeit entstand im Rahmen des „Tsavo Research Project“ im Ostteil des Tsavo-Nationalparks in Kenia. Aufgabe dieses Forschungsprojektes ist es, die in den letzten Jahren eingetretenen Veränderungen der Vegetation und ihre Auswirkungen auf den Großwildbestand zu untersuchen (GLOVER 1963, LAWS 1969, LEUTHOLD 1969). Die Studien am Gerenuk bilden nur einen Teil der ganzen Forschungsarbeit; es wäre oft wünschenswert gewesen, mehr Zeit darauf verwenden zu können.

Methoden

Wo nicht anders vermerkt, fußt alles hier Gesagte auf persönlichen Beobachtungen — vom Landrover aus — an freilebenden Giraffengazellen zwischen November 1968 und März 1970. Wegen der geringen Populationsdichte sah ich in den beiden Hauptarbeitsgebieten A und B (Abb. 2) nur 20 bis 30 Tiere einigermaßen regelmäßig, von denen elf auf Grund natürlicher Merkmale individuell bekannt waren. Bei jeder Beobachtung notierte ich Ort und Zeit sowie Größe und Zusammensetzung der Gruppe. Außerdem führte ich alle zwei Monate entlang der Straßen im Parkgebiet südlich des Galana-Flusses (total ca. 570 km, Abb. 2) Wildzählungen durch, bei denen ich alle Gerenuks nach Alter und Geschlecht sowie Gruppengröße und -zusammensetzung registrierte. Die Daten in Tabellen 2 und 3 stammen von solchen Zählungen, also vorwiegend von außerhalb des sonstigen Arbeitsgebietes.

Zur Untersuchung der Nahrungswahl beobachtete ich äsende Tiere im Feld und ermittelte die relative Häufigkeit, mit der sie verschiedene Pflanzenarten fraßen. Die Methode und die ersten Ergebnisse habe ich andernorts ausführlich beschrieben (LEUTHOLD 1970a).

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 19—37

Abkürzungen:

a (zusammen mit ♂ oder ♀) = adult

sa (zusammen mit ♂ oder ♀) = subadult; bei ♂♂ etwa 1–3 Jahre, bei ♀♀ nicht sicher festzulegen

j (zusammen mit ♂ oder ♀) = juvenil; bis etwa 1 Jahr

♀-Gruppe: Kann neben ♀♀a und ♀♀sa auch Jungtiere einschließen

♂ 2 = individuell bekanntes ♂ Nr. 2

Danksagung

Dem Verwaltungsrat und dem Direktor der Kenya National Parks danke ich für die Förderung meiner Untersuchungen sowie die Erlaubnis, diese Arbeit zu veröffentlichen. Finanzielle Mittel



Abb. 1. Oben: Adulter Gerenukbock, an einem Akazienstrauch äsend. — *Unten:* Adultes ♀ mit ca. 4 Monate altem Jungem und etwa einjährigem Jungbock

erhielt das Tsavo Research Project ursprünglich von der Ford Foundation, später von den Kenya National Parks. Der Leiter des Tsavo Research Project, Herr Dr. P. E. Glover, sowie der Verwalter des Tsavo-Parks, Herr D. Sheldrick, gewährten mir tatkräftige Unterstützung im Verlauf der Feldarbeit. Herr Dr. P. J. Greenway vom East African Herbarium in Nairobi bestimmte von mir gesammelte Nahrungspflanzen. Den Herren Prof. Dr. H. Burla und Prof. Dr. H. Kummer von der Universität Zürich sowie Prof. Dr. F. Walther, University of Missouri, USA, danke ich für kritische Durchsicht des Manuskripts und wertvolle Hinweise. Besonderen Dank schulde ich meiner Frau, Barbara, für ihre Mithilfe bei der Feldarbeit sowie für die Reinschrift des Manuskripts und das Zeichnen der Abbildungen.

II. Verbreitung und Lebensraum

Die Giraffengazelle ist vom nordöstlichen Tansania, von etwa 5° südlicher Breite nordwärts (Schomber 1966), über das östliche Kenia bis ins nördliche Somalia und südöstliche Äthiopien verbreitet. Die Westgrenze ihres Vorkommens lag ursprünglich an der Westkante des großen Ostafrikanischen Grabenbruchs; in neuerer Zeit hat sie sich stellenweise etwas weiter nach Osten verschoben, weitgehend unter dem Einfluß des Menschen (Stewart and Stewart 1963). In den Hochtälern über etwa 1200 m ü. M. in Zentral- und Südkenia hat die Art wohl immer gefehlt.

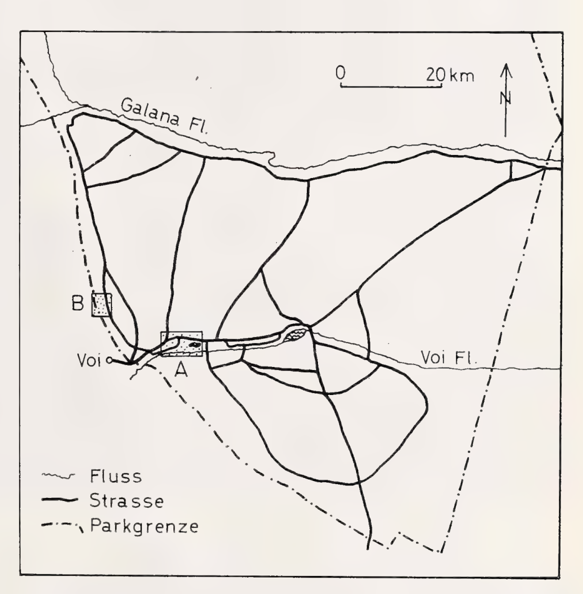


Abb. 2. Kartenskizze des Arbeitsgebietes im Tsavo-Ost-Nationalpark. A und B bezeichnen die beiden Hauptbeobachtungsgebiete (s. Abb. 4 bis 6)

Schomber (1966) hebt eine angebliche Verbreitungslücke im Gebiet zwischen Tana- und Galana-Fluß in Ostkenia besonders hervor und bezeichnet die Giraffengazelle als „ein gutes Beispiel für eine unzusammenhängende Verbreitung", und diese als eine „für die Unterartenteilung wichtige Tatsache" (S. 25). Dies ist ein Irrtum. Schombers Verbreitungskarte fußt ausschließlich auf Angaben in der Literatur und Mitteilungen von Drittpersonen über Fundorte von Gerenuks. Die Gegend zwischen dem Tana- und dem Galana-Fluß ist aber auch heute noch kaum erschlossen, schwer zugänglich und nahezu wasserlos. Sie wurde deshalb von den meisten Forschungsreisenden gemieden und wird auch jetzt nur selten besucht. Deshalb fehlen Literaturangaben über das Vorkommen der Giraffengazelle in diesem Gebiet.

Stewart and Stewart (1963) geben eine durchgehende Verbreitung des Gerenuk in Ostkenia an. Nach eigenen Beobachtungen ist die Art im Nordteil des Tsavo-Parks, nördlich des Galana-Flusses, durchaus häufig. Mehrere Kenner der Gegend, darunter zwei gegenwärtige und ein früherer Wildhüter, bestätigten mir das Vorkommen der Art im ganzen fraglichen Gebiet (D. Sheldrick, mündl. Mitt.; K. Smith, I. Parker, in litt.). Damit fällt die ganze Erklärung der Verbreitungslücke durch Schomber (S. 25) dahin, ebenso die geographische Trennung der Unterarten, die wohl ohnehin einer Revision bedürfen.

Hinsichtlich des Biotops ist die Giraffengazelle wenig spezialisiert. Hauptvoraussetzung für ihr Vorkommen ist wohl ein mehr oder minder reichlicher Baum- und Buschbestand, da sie vorwiegend Laub frißt (s. u.). Sie ist ein Charaktertier der trockenen Savanne und des Trockenbusches, der große Teile des ostafrikanischen Küstenhinterlandes bedeckt. Im Tsavo-Park sind in den letzten Jahren, unter dem Einfluß von Elefanten sowie häufigen Buschfeuern, beträchtliche Flächen von ursprünglich dichtem Busch und Trockenwald in baum- und straucharmes Grasland umgewandelt worden (Glover and Sheldrick 1964, Leuthold 1969). Man könnte annehmen, daß diese Vegetationsveränderungen zu einem Rückgang der Giraffengazelle führten, doch fehlen genaue Angaben über ihre frühere Häufigkeit in den betroffenen Gebieten. Große Teile des Parks weisen nach wie vor einen reichhaltigen Buschbestand auf, der ihr die nötige Ernährungsgrundlage bietet, vor allem Überreste des artenreichen *Commiphora*-Trockenwaldes.

III. Ernährung

Nach allen Literaturangaben frißt die Giraffengazelle fast ausschließlich Laub von Bäumen und Sträuchern, wie schon ihr Körperbau vermuten läßt. Untersuchungen über die qualitative und quantitative Zusammensetzung ihrer Nahrung haben aber bisher gefehlt; sie bilden einen Hauptbestandteil der gegenwärtigen Forschungsarbeit. Die ersten Ergebnisse sind anderswo ausführlich beschrieben (Leuthold 1970a) und werden deshalb hier nur summarisch behandelt.

1. Verhalten bei der Nahrungssuche

Einzeln oder in kleinen Gruppen durchstreifen Gerenuks ihren Wohnraum (s. u.) auf der Suche nach Nahrung. Zusagende Pflanzenarten nehmen sie wahrscheinlich mit Hilfe des Geruchssinnes wahr; jedenfalls erfolgt die Feinauslese auf diese Weise: Häufig beschnuppert ein Tier einen Strauch eingehend, bevor es etwas abrupft oder auch weitergeht. Dieses Verhalten ist besonders ausgeprägt bei Pflanzenarten mit harten, ledrigen Blättern (z. B. *Boscia coriacea* oder *Thylachium thomasii,* beides Capparaceen), von denen nur ganz junge Blätter und Triebe gefressen werden. Bei Pflanzenarten, deren Blätter sich mit zunehmendem Alter nicht wesentlich verändern, erfolgt keine so feine Auslese.

Mit Hilfe ihres langen Halses und dank der Fähigkeit, sich auf die Hinterbeine aufzurichten (Abb. 3), kann die Giraffengazelle Pflanzenteile bis etwa 2 m über dem Boden erreichen. Beim zweibeinigen Stehen stützen die Tiere in der Regel die Vorderbeine auf, obwohl sie für kurze Zeit auch völlig frei biped stehen können (s. auch Schomber 1966). Gelegentlich tun die Tiere während des Äsens, nur auf den Hinterbeinen stehend, einige Schritte seitwärts. Seltener richten sie sich auch an völlig dürren Bäumen oder Sträuchern auf, wo keine Nahrung vorhanden ist. Soweit nicht einfach spielerisch, dient solches Verhalten möglicherweise dazu, in buschigem Gelände einen besseren Überblick zu gewinnen.

2. Zusammensetzung der Nahrung

Um allfällige örtliche Unterschiede in der Nahrung des Gerenuk festzustellen, beobachtete ich in zwei Gebieten mit ziemlich verschiedener Vegetation. In Gebiet A (Abb. 2) ist die Pflanzendecke von Elefanten und Buschfeuern modifiziert worden. Sie besteht zur Zeit aus einem dichten Grasteppich mit locker verteiltem Baum- und Buschbestand. Dominante Holzpflanzen sind die Sträucher *Premna resinosa* (19%), *Hymenodictyon parvifolium* (8%), *Calyptrotheca taitensis* (6%), sowie die Bäume *Boscia*

coriacea (14 %) und *Melia volkensii* (9 %). (Die Zahlen geben die relative Häufigkeit unter rund 30 Holzpflanzen an, die eine vorläufige Vegetationsanalyse erfaßte.) — In Gebiet B (Abb. 2) entspricht die Pflanzendecke noch mehr dem ursprünglichen Vegetationstyp (soweit bekannt), mit teilweise recht dichtem Baum- und Buschbestand: *Commiphora* spp. (35 %), *Grewia* spp. (22 %), *Acacia* (13 %, von ebenfalls rund 30 registrierten Arten).

Tabelle 1 zeigt einige Ergebnisse von sechs Beobachtungsserien mit insgesamt rund 3000 Einzeldaten. Es handelt sich dabei nur um eine Auswahl der wichtigeren Pflanzenarten, entnommen aus Tabellen 3 und 4 in LEUTHOLD (1970a); die angegebenen Werte ergänzen sich deshalb nicht auf 100 %, mit Ausnahme der beiden Kategorientotale.

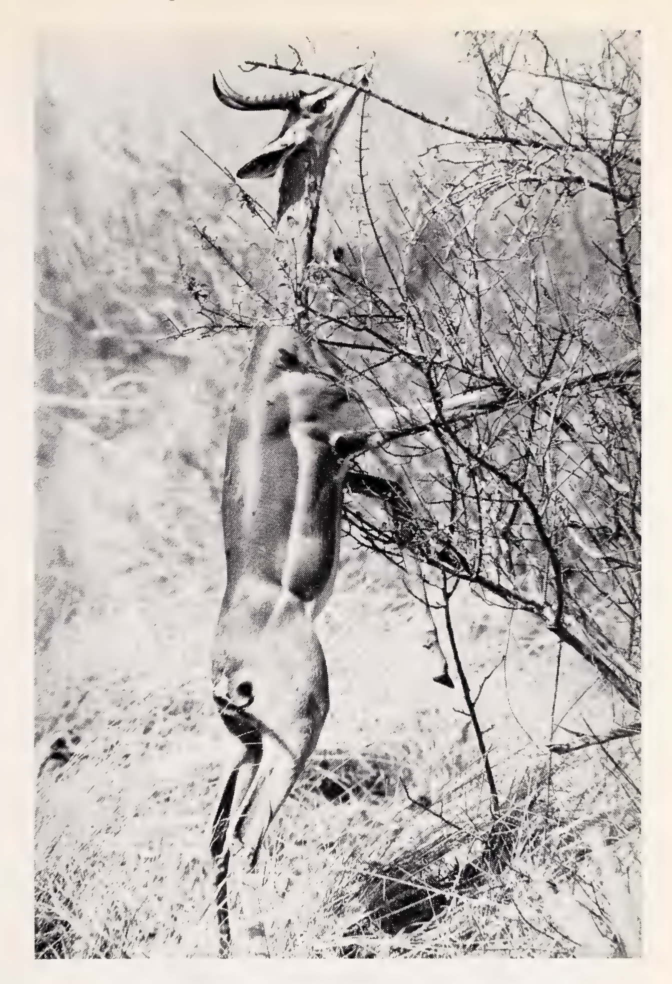


Abb. 3. Subadulter Gerenukbock aufgerichtet äsend

Die bisherigen Ergebnisse zeigen folgendes:

a. Die Nahrung des Gerenuk besteht ausschließlich aus Blättern, jungen Trieben und einigen Blüten von Bäumen und Sträuchern sowie von Kletter- und Schlingpflanzen; außerdem werden die Früchte einzelner Arten aufgenommen, in größerer Menge aber nur die von *Solanum incanum*, wie übrigens bereits DE WINTON (1898, zit. in SCHOMBER 1966) beobachtete. Gräser und Kräuter werden keine gefressen; der Übergang zwischen Kräutern und Kleinsträuchern ist allerdings fließend.

b. Die Nahrung ist örtlich verschieden zusammengesetzt, wie ein Vergleich der A- und B-Kolonnen in Tabelle 1 zeigt. Im Gebiet A fraßen Gerenuks bisher 38 Pflanzenarten, im Gebiet B deren 54; davon sind aber nur 24 Arten beiden Gebieten gemeinsam, so daß vorläufig insgesamt 68 Arten von Nahrungspflanzen bekannt sind. Im Gebiet A tritt *Premna resinosa* als wichtig hervor; im Gebiet B machen mehrere *Acacia*- und *Grewia*-Arten den Auptanteil aus.Die Gattung *Commiphora*, häufig im Gebiet B, spielt eine untergeordnete Rolle, u. a. wohl deshalb, weil darunter viele für Gerenuks unerreichbare Bäume sind.

c. Beim Vergleich der A-Kolonnen untereinander (Tab. 1) zeigen sich auch zeitlich bedingte Unterschiede in der Nahrungszusammensetzung, vor allem im Totalanteil

Tabelle 1

Zur Zusammensetzung der Nahrung der Giraffengazelle

Die Zahlen geben die relative Häufigkeit der gefressenen Pflanzen in der Nahrung an, in Prozent aller Beobachtungen pro Serie (aus Tab. 3 und 4, Leuthold 1970a)

Gefressene Pflanzenarten	Gebiet und Serie					
	A-1	A-2	A-3	A-4	B-1	B-2
Premna resinosa	13.8	25.6	39.3	5.4	0.3	3.3
Thylachium thomasii	5.0	3.6	6.1	15.8	2.0	—
Calyptrotheca taitensis	2.5	0.8	7.8	14.0	—	—
Hymenodictyon parvifolium	1.2	4.9	6.0	0.4	—	—
Salvadora persica	1.2	0.5	6.6	5.6	—	—
Boscia coriacea	8.8	2.4	4.8	12.8	—	3.3
Combretum aculeatum	3.8	0.3	0.5	8.6	8.4	0.9
Maerua endlichii	—	3.6	4.6	11.8	0.8	4.8
Grewia spp.	2.5	2.9	2.6	0.2	1.4	3.6
G. nematopus	1.2	3.6	1.2	0.4	27.9	15.7
Acacia spp.	1.2	4.1	5.1	3.0	31.8	37.8
Commiphora spp.	—	—	—	—	7.6	2.9
Total Bäume und Sträucher	68.7	64.1	94.5	95.2	94.5	96.4
Thunbergia guerkeana	3.8	14.1	1.1	—	1.4	0.9
Dalechampia ipomoeifolia	11.3	10.5	3.1	4.8	0.3	—
Cyclantheropsis parviflora	6.2	6.3	0.8	—	—	—
Total Kletter- u. Schlingpflanzen	31.3	35.9	5.7	4.8	5.5	3.6

von Kletter- und Schlingpflanzen. Sie hängen mit den Niederschlägen und dem durch sie bestimmten Pflanzenwachstum zusammen. Während der Regenzeiten (April/Mai und November/Dezember) wachsen alle Pflanzen intensiv, vor allem auch eine Vielfalt von Schlingpflanzen. Ihre zarten und saftigen Blätter fressen Giraffengazellen in großer Menge. Bei Trockenzeit verdorren die meisten Schlingpflanzen rasch, ausgenommen *Dalechampia ipomoeifolia.* Die Serien A—1 und A—2 fielen in die Regenzeit, Serien A—3 und A—4 in die Trockenzeit. — Ähnlichen jahreszeitlichen Veränderungen unterliegen auch die laubwerfenden Bäume und Sträucher, vor allem *Premna resinosa, Hymenodictyon parvifolium* und *Grewia* spp., die alle in Serie A—4 nur schwach vertreten sind. Andererseits erreichen immergrüne Arten wie *Thylachium thomasii, Maerua endlichii* und *Boscia coriacea* in dieser Kolonne die höchsten Werte. Solche Arten sind ausschlaggebend für das Überdauern der Trockenzeit und deshalb vielleicht die wichtigsten Nahrungspflanzen überhaupt.

d. Die Giraffengazelle ist wenig spezialisiert in ihrer Nahrungswahl. Auch sind die wichtigsten Nahrungspflanzen zur Zeit im Tsavo-Park recht häufig. Dies sind beides gute Voraussetzungen für das Überleben des Gerenuk in einer sich weiterhin verändernden Umwelt. Als wichtige Hegemaßnahme *("management practice")* in diesem Zusammenhang drängt sich eine wirksame Bekämpfung von Buschfeuern auf, denn allzu häufige Brände verhindern das Aufkommen von Buschwerk, der wichtigsten Nahrungsquelle des Gerenuk. Die ersten Schritte in dieser Richtung sind im Tsavo-Park bereits unternommen worden.

3. Trinken

Giraffengazellen sollen äußerst selten oder überhaupt nie trinken, nicht einmal in Gefangenschaft (Schomber 1966). Auch während meiner Feldarbeit sah ich die Tiere nie trinken; ebensowenig beobachtete ich ein „Harnzeremoniell“ (Backhaus 1960), dessen

Funktion als „Ersatztrinken“ WALTHER (1968) allerdings in Frage stellt. Den normalen Wasserbedarf deckt die Giraffengazelle offenbar ausschließlich aus dem aufgenommenen Pflanzenmaterial. Interessanterweise scheint sie aber keine eigentlichen Sukkulenten zu fressen.

IV. Populationsstruktur und soziale Organisation

Tabellen 2 und 3 zeigen die Ergebnisse von sechs Wildzählungen (s. Methoden) von April 1969 bis Februar 1970. Da Gerenuks recht standorttreu sind (s. IV. 3), wurden wahrscheinlich teilweise die gleichen Tiere wiederholt erfaßt. Um allfällige Abweichungen von der wirklichen Populationsstruktur auszugleichen, summierte ich die Ergebnisse aller Zählungen; die Prozentsätze in Tabellen 2 und 3 sind demnach Durchschnittswerte.

In den meisten Zählergebnissen dürfte der Anteil an Jungtieren etwas zu klein sein. In den ersten Wochen nach der Geburt zeigt die Giraffengazelle das für alle Gazellenjunge typische „Abliegeverhalten“ (WALTHER 1968), so daß eine unbekannte Anzahl von Jungtieren jeweils nicht erfaßt wurde. Die Daten in Tabellen 2 und 3 sind unter diesem Vorbehalt zu beurteilen.

1. Populationsstruktur

In Tabelle 2 sind die Zählresultate nach Geschlecht und Altersklassen geordnet. Das Geschlechterverhältnis (♂♂:♀♀) beträgt rund 1:1,6. Mindestens 29 % aller ♀♀ führen Jungtiere; die Gesamtzahl der ♀♀ enthält aber einen unbekannten Anteil an ♀♀sa, die sich noch nie fortgepflanzt haben.

Tabelle 2

Populationsstruktur bei Gerenuks

Zählung	♂♂a	♂♂sa	♀♀	juv	Total
April 1969	13	11	32	11	67
Juni 1969	15	10	34	10	69
August 1969	19	15	58	15	107
Oktober 1969	16	16	46	14	92
Dezember 1969	11	8	33	9	61
Februar 1970	10	6	39	11	66
Total	84	66	242	70	462
Prozent	18.2	14.3	52.4	15.1	100.0

Die Daten über die Populationsstruktur können Hinweise auf den Status (Zu- oder Abnahme oder Stabilität) der Population liefern. Sie lassen sich aber nur beurteilen durch Vergleich mit entsprechenden Angaben aus anderen Populationen. Solche liegen vorderhand noch nicht vor.

2. Gruppengröße und -zusammensetzung

Als „Gruppe“ bezeichne ich jede beliebige Anzahl von Tieren, die gleichzeitig am selben Ort gesehen werden, gleichgültig ob es sich dabei um eine soziale Einheit handelt oder nicht. Da verschiedene Gruppen in der Regel kilometerweit voneinander entfernt sind, drängt sich eine enger gefaßte Definition (vgl. KRÄMER 1969) nicht auf.

SCHOMBER (1966) gibt als normale Gruppengröße 2—8, gelegentlich 10—12, als Ausnahme sogar 25—30 an. Meine Beobachtungen im Tsavo-Park stimmen damit weitgehend überein (Tab. 3). Die durchschnittliche Gruppengröße beträgt nur 2,14, vor allem wegen des großen Anteils an Einzeltieren. Darunter befinden sich wahrscheinlich einige ♀♀, deren Junge bei der Zählung nicht erfaßt wurden (s. o.). Der wirkliche Anteil an Einzeltieren dürfte deshalb etwas tiefer, die durchschnittliche Gruppengröße dagegen etwas höher liegen. — Den zweitgrößten Anteil stellen Zweiergruppen, bestehend

Tabelle 3

Gruppengröße und -zusammensetzung
Kombinierte Ergebnisse der sechs zweimonatlichen Wildzählungen

Anzahl Tiere pro Gruppe	Gruppentypen						Anzahl Gruppen	% aller Gruppen
	Nur ♂♂a	Nur ♂♂sa	Nur ♀♀[1]	1 ♂a +♀♀[1]	♂♂sa +♀♀[1]	Andere		
1	23	22	40	—	—	2	87	42.4
2	—	4	32	13	3	1	53	25.9
3	—	6	8	18	4	1	37	18.0
4	—	—	2	8	1	2	13	6.3
5	—	—	—	8	1	1	10	4.9
6	—	—	—	1	—	2	3	1.5
7	—	—	—	1	—	1	2	1.0
Anzahl Gruppen	23	32	82	49	9	10	205	100.0
% aller Gruppen	11.2	15.6	40.0	23.9	4.4	4.9	100.0	
Anzahl Tiere	23	48	136	165	27	39	Total 438	
% aller Tiere in Gr.-Typ	5.3	10.9	31.0	37.7	6.2	8.9	100.0	
Mittlere Grupp.-Größe	1.00	1.67	1.66	3.37	3.00	3.90	2.14	

[1] mit oder ohne Jungtiere.

vorwiegend aus zwei ♀♀, einem ♀ mit Jungtier, oder einem ♀ und einem ♂a. Größere Gruppen erreichen nur noch wesentlich geringere Prozentsätze. Die größte bisher festgestellte Gruppe zählte zehn Tiere (Tab. 4).

Die Kolonne „Andere" (Tab. 3) vereinigt verschiedene Gruppentypen ohne Beziehung zueinander. Die zwei Einzeltiere sind Junge, die allein gesehen wurden; die meisten größeren Gruppen umfaßten sowohl ein ♂a als auch ein oder mehrere ♂♂sa nebst ♀♀, was eher selten ist.

Mehr als ein ♂a sah ich nie in einer Gruppe, während ♂♂sa in Gruppen von zwei, drei, gelegentlich auch vier Tieren vorkamen. Dies wird später noch zu diskutieren sein.

Um noch ein anderes Maß für die Gruppengröße sowie Hinweise auf örtliche Unterschiede zu erhalten, ordnete ich sämtliche Beobachtungen von zwei individuell bekannten Tieren nach Gruppengröße und -zusammensetzung (Tab. 4 und 5). Dabei handelt es sich jeweils um großenteils die gleichen Tiere im gleichen Gebiet; die Beobachtungen stammen aus der ganzen Zeitspanne der bisherigen Feldarbeit, nicht nur von den zweimonatlichen Zählungen.

Die durchschnittliche Gruppengröße liegt hier bedeutend höher als in Tabelle 3. Dies deutet auf die Möglichkeit hin, daß die Zusammensetzung einzelner Gruppen für einige Zeit nahezu konstant bleibt. Im Fall von ♂2 (Tab. 5) konnte ich dies nicht abklären, wohl aber bei ♀1 (Tab. 4). Dieses sah ich immer im gleichen Gebiet (Abb. 5) mit den gleichen Individuen zusammen, von denen mindestens zwei seine eigenen aufeinanderfolgenden Jungen waren. Daneben waren noch drei ♂♂sa und ein ♂a mehr oder weniger ständig im selben Gebiet, häufig mit ♀1 vergesellschaftet (s. u.). Andere ♀♀ sah ich dort nur sporadisch.

Im übrigen ist die Zusammensetzung der Gruppen weitgehend aus Tabellen 3—5 ersichtlich und bedarf hier keiner weiteren Erläuterung. Wie die Gruppengröße kann sie örtlich etwas variieren.

Aus den bisherigen Beobachtungen ergeben sich folgende vorläufigen Schlüsse zur Gruppenbildung: Die Mutter-Kind-Assoziation ist, wie wohl bei den meisten Huftieren (vgl. Schloeth 1966), die Grundeinheit der Gruppenbildung. Darüber hinaus bestehen gewisse Anschlußtendenzen, welche die Bildung von zeitweilig stabilen Gruppen fördern, z. B. zwischen ♀♀a, zwischen ♂♂sa, und in gewissem Grad zwischen ♂♂sa und ♀♀. Ferner suchen ♂♂a meist Anschluß an ♀♀, doch dürfte dies vorwiegend sexuell motiviert sein. Außer der Mutter-Kind-Einheit gibt es kaum Gruppen, die längere Zeit, d. h. mehr als ein paar Wochen, unverändert bleiben.

Gruppenstabilität kann dadurch vorgetäuscht werden, daß verschiedene Tiere das

Tabelle 4

Gruppengröße und -zusammensetzung
Alle Beobachtungen an ♀1

Anzahl Tiere pro Gruppe	Nur ♀♀[1]	1♂a +♀♀[1]	♂♂sa +♀♀[1]	1♂a +♂♂sa +♀♀[1]	Anzahl Gruppen	% aller Gruppen
1	3	—	—	—	3	2.9
2	21	2	2	—	25	23.8
3	—	5	22	—	27	25.7
4	1	—	12	6	19	18.1
5	—	—	10	4	14	13.3
6	—	—	5	2	7	6.7
7	—	—	3	1	4	3.8
8	—	—	2	1	3	2.9
9	—	—	—	1	1	0.9
10	—	—	2	—	2	1.9
Anzahl Gruppen	25	7	58	15	105	100.0
% aller Gruppen	23.8	6.7	55.2	14.3	100.0	
Anzahl Tiere[2]	49	19	255	80	Total 403	
% aller Tiere in Gr.-Typ	12.2	4.7	63.3	19.8	100.0	
Mittlere Grupp.-Größe	1.96	2.71	4.40	5.33	3.84	

[1] s. Tab. 3. — [2] Summe aller Tiere in den registrierten Gruppen; eigentlich nur 10 bis 12 verschiedene Individuen, die wiederholt beobachtet wurden.

Tabelle 5

Gruppengröße und -zusammensetzung
Alle Beobachtungen an ♂2

Anzahl Tiere pro Gruppe	Nur ♂a	1 ♂a + ♀♀[1]	1 ♂a + ♂sa + ♀♀[1]	Anzahl Gruppen	% aller Gruppen
1	1	—	—	1	3.6
2	—	3	—	3	10.7
3	—	10	—	10	35.7
4	—	5	—	5	17.8
5	—	4	1	5	17.8
6	—	1	—	1	3.6
7	—	2	—	2	7.1
8	—	1	—	1	3.6
Anzahl Gruppen	1	26	1	28	99.9
Anzahl Tiere[2]	1	104	5	110	
Mittlere Gruppengröße	1.0	4.0	5.0	3.93	

[1] s. Anm. Tab. 3. — [2] s. Anm. Tab. 4.

gleiche Gebiet bewohnen (vgl. Krämer 1969, S. 900). Ein Beispiel mag dies veranschaulichen: Im Gebiet A lebten im Mai 1969 ein ♂a (♂7), ein ♀a (♀1) sowie die vier Jungböcke „Max", „Moritz", „Peter" und „Paul". Peter war sicher das letzte, Moritz wahrscheinlich das vorletzte Junge von ♀1, die im Juni ein weibliches Junges setzte („Sabine"). In den folgenden Monaten traten so ziemlich alle möglichen Kombinationen dieser Tiere auf (vgl. Tab. 4). Die Jungböcke sah ich meist in Paaren (Max und Moritz; Peter und Paul), gelegentlich aber auch drei oder alle vier beisammen. Sie waren teils für sich, teils mit ♀1 und Sabine vergesellschaftet. Zu diesen gesellte sich manchmal auch ♂7, selten stießen noch ein oder zwei „fremde" ♀♀ oder ein „fremdes" ♂sa dazu. Im Dezember 1969 verlegte ♀1 seinen Wohnraum (s. u.) etwas nach Westen (Abb 5). Die vier ♂♂sa blieben aber im ursprünglichen Gebiet, während ♂7 und Sabine bis zur Niederschrift dieser Arbeit nicht mehr gesehen wurden. — Das Verhalten der vier ♂♂sa ist zumindest ein Hinweis darauf, daß ihre häufige Vergesellschaftung mit ♀1 vorwiegend dadurch zustandekam, daß alle Tiere im gleichen Wohnraum lebten, den die ♂♂sa nach dem „Umzug" von ♀1 beibehielten.

3. Wohnraum und Territorium

a. Größe des Wohnraums

Als Wohnraum (= engl. *home range*) bezeichne ich hier das ganze Gebiet, in dem ich ein bestimmtes Tier feststellte. Die Größe des Wohnraums kann auf viele Arten ermittelt werden (Sanderson 1960, Mohr and Stumpf 1966); ich benützte folgende, sehr annähernde Methode (s. Leuthold 1970b): Alle Beobachtungsorte eines bekannten Tieres trug ich in eine Karte ein. Den Abstand der zwei am weitesten auseinanderliegenden Punkte betrachtete ich als Durchmesser eines Kreises, dessen Fläche ich berechnete und der des Wohnraums gleichsetzte (dies bedeutet jedoch nicht, daß der Wohnraum kreisförmig sei). Diese Art der Berechnung ergibt eine zu große Fläche (s. u.), doch erhält man wenigstens die Größenordnung, was oft genügt. Da die meisten Be-

obachtungspunkte wegen der Unwegsamkeit des Geländes nahe an den Straßen liegen (Abb. 4, 5), lassen sich weder Größe noch Form des Wohnraums auch nur einigermaßen genau ermitteln.

Die Abbildungen 4 bis 6 zeigen die Beobachtungsorte von drei ♂♂a und einem ♀a im Gebiet A sowie eines ♂a im Gebiet B. Die nach obigem Verfahren berechnete Fläche des Wohnraums beträgt 4,15 km² für ♂2, 5,94 km² für ♂7, 6,38 km² für ♂11, 5,94 km² für ♂3 (Gebiet B) und 4,52 km² für ♀1, wobei nur Beobachtungen bis zum 21. 12. 69 berücksichtigt sind, also vor dem „Umzug" von ♀1 in ein weiter westlich gelegenes Gebiet (s. o.). Wird auch dieses einbezogen, so wächst die Fläche des Wohnraums auf 10,17 km² an. Dieser Wert dürfte aber für einen „normalen" Wohnraum wesentlich zu hoch sein. Es bleibt abzuwarten, ob ♀1 wieder einmal in ihr ursprüngliches Gebiet zurückkehren wird. Andernfalls läge eine permanente Wohnraumverschiebung vor, was eine Trennung und separate Behandlung der beiden Gebiete wohl rechtfertigen würde.

Die Wohnräume der Jungböcke Max, Moritz, Peter und Paul (s. o.) deckten sich weitgehend mit dem von ♀1 (vor Umzug). Da sicher eines, wahrscheinlich aber zwei der ♂♂sa Junge von ♀1 waren, scheint die Wahl des Wohnraums zunächst vom Mut-

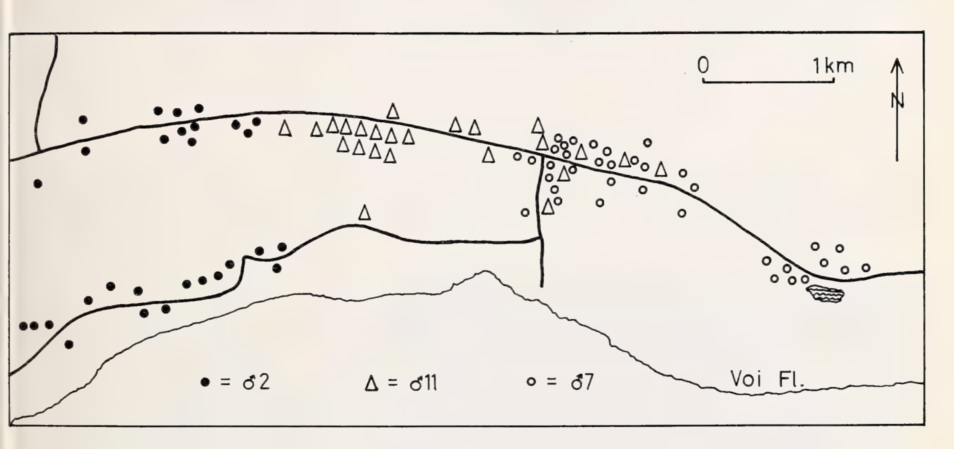


Abb. 4. Beobachtungsorte der Altböcke ♂2, ♂7 und ♂11 (Gebiet A)

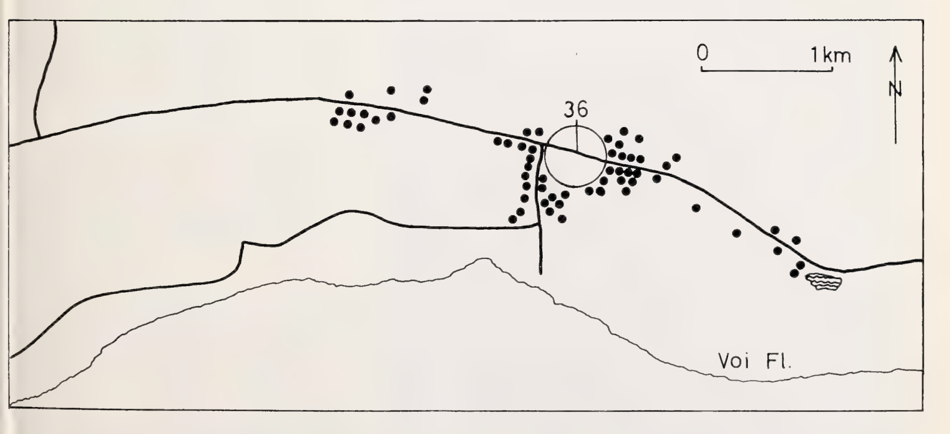


Abb. 5. Beobachtungsorte von ♀1 (Gebiet A). Die westliche Punktgruppe stellt Beobachtungen nach Dezember 1969 dar (s. Text). In den offenen Kreis fallen 36 Einzelbeobachtungen

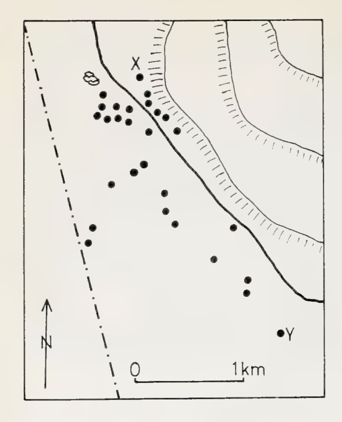


Abb. 6. Beobachtungsorte des Altbocks ♂3 (Gebiet B). X und Y bezeichnen die am weitesten auseinanderliegenden Punkte

tertier abzuhängen, d. h. auf Tradition zu beruhen (s. LEUTHOLD 1966; im Druck).

Der Wohnraum von ♂3 (Abb. 6) stößt im Westen an die gradlinig verlaufende Parkgrenze an. Dies ermöglicht eine andere, wahrscheinlich genauere Berechnung der Wohnraumfläche: Die Parkgrenze als basis benutzend, konstruierte ich das kleinste Rechteck, das alle Beobachtungspunkte einschließt. Seine Fläche beträgt 4,40 km². Es dürfte den wirklichen Wohnraum besser darstellen als der Kreis mit dem Durchmesser $\overline{XY}$ = 2,75 km (Fläche = 5,94 km²). — Der Wohnraum von ♀2, das sich stets im gleichen Gebiet aufhielt, deckt sich genau mit dem von ♂3. Der Wohnraum von ♀4, ebenfalls im gleichen Gebiet, ist dagegen um einiges kleiner: 3,14 km² (Kreis) oder 2,40 km² (Rechteck).

Nach den bisherigen Beobachtungen sind also die individuellen Wohnräume recht klein (2,4—ca. 6 km²); der Gerenuk kann damit — zumindest im Untersuchungsgebiet — als ausgesprochen standorttreu gelten.

b. Zur Frage der Territorialität

Nach SCHOMBER (1966) ist „bei der Giraffengazelle eine zumindest zeitlich begrenzte Wohngebietsgliederung" (S. 45) zu vermuten. Was damit genau gemeint ist, geht aus dieser Formulierung nicht hervor; im übrigen verweist der Autor auf das Fehlen entsprechender Beobachtungen aus freier Wildbahn.

Nach NICE (1941) ist Territorialität "based primarily on a positive reaction to a particular place and a negative reaction to other individuals". Von diesen beiden Komponenten wird in den üblichen Definitionen des Territoriumsbegriffs (z. B. TINBERGEN 1936, NOBLE 1939) nur die zweite berücksichtigt. Danach ist die „Verteidigung", resp. die raumgebundene Intoleranz oder Aggressivität gegenüber Artgenossen (SCHENKEL 1966), das ausschlaggebende Moment. Die Standorttreue, wohl eine wichtige Voraussetzung für Territorialität, wird demgegenüber oft vernachlässigt.

Wegen der geringen Populationsdichte der Gerenuks im Tsavo-Park kommen soziale Auseinandersetzungen zwischen ♂♂a relativ selten vor, und wegen der ungünstigen Sichtverhältnisse gelangen sie noch seltener zur Beobachtung. Bisher sah ich nur einen einzigen Kampf zwischen ♂♂a, und dies zu Beginn der Feldarbeit, als ich die einzelnen Tiere und ihre Wohnräume noch nicht kannte.

Zur Beantwortung der Frage, ob Gerenuks territorial seien, mußte ich deshalb andere Kriterien heranziehen. Für Impalas *(Aepyceros melampus)* formulierte ich deren fünf (LEUTHOLD 1970b), die sich jedoch wegen der Unterschiede in der sozialen Organisation nicht alle direkt auf Gerenuks übertragen lassen. Im folgenden wird untersucht, welche Kriterien auch für Gerenuks Geltung haben und was für Beobachtungen dazu vorliegen:

1. Die Zahl einzeln stehender ♂♂a. — Diese machen 11,2 % aller Gruppentypen aus (Tab. 3), bei Impalas 19,2 % und 26,8 % in zwei Untersuchungsgebieten (Tabelle 4 in LEUTHOLD 1970b). In Anbetracht der Unterschiede in Populationsdichte, Gruppengröße und -zusammensetzung zwischen Gerenuk und Impala kann dieses Kriterium als mindestens teilweise erfüllt gelten.

2. Wiederholte Beobachtungen eines bekannten ♂a im gleichen Gebiet. — Dies läuft auf Standorttreue hinaus, die bereits hervorgehoben wurde; Kriterium also erfüllt.

3. Beobachtungen des gleichen ♂a im gleichen Gebiet, aber mit verschiedenen ♀♀ zu verschiedenen Zeiten. – Die Zahl der individuell bekannten Gerenuks ist zu klein für eine eingehende Analyse dieses Punktes. Nach einzelnen Beobachtungen tritt diese Situation gelegentlich auf.

4. Beobachtungen der gleichen ♀♀ mit verschiedenen ♂♂a an verschiedenen Orten. – Wegen der Ortstreue der Gerenuk-♀♀ ist dieses Kriterium nur beschränkt anwendbar. In einem Fall wurde es aber erfüllt: als ♀1 seinen Wohnraum nach Westen verlegte (s. o., Abb. 5) und damit ins Gebiet von ♂11 (Abb. 4) gelangte.

5. Austausch von ♂♂a in einem bestimmten Gebiet; der ursprüngliche „Inhaber" sollte dann anderswo gesehen werden. – Dies konnte ich bei Gerenuks bisher nicht beobachten.

Von den fünf Kriterien sind also drei teilweise und eines ganz erfüllt. Daraus lassen sich noch keine sicheren Schlüsse hinsichtlich Territorialität ziehen. Folgende weiteren Beobachtungen sind in diesem Zusammenhang noch wichtig:

a. ♂♂a treten (bisher) immer nur einzeln auf, entweder allein oder mit einer ♀-Gruppe vergesellschaftet (s. Tab. 3–5).

b. Die Wohnräume benachbarter ♂♂a überlappen nicht oder höchstens wenig (Abb. 4, ♂11 besuchte die am weitesten östlich gelegenen Orte erst nach der bisher letzten Beobachtung von ♂7 am 10. 11. 69). In Populationen höherer Dichte mag dies anders sein.

c. Die ♂♂a zeigen verschiedene Verhaltensweisen, die bei anderen Arten oft mit Territorialität einhergehen, vor allem das auffällige Niederkauern beim Koten (Abb. 7) sowie das Markieren mit den Voraugendrüsen. Die erwähnte Kotstellung kommt vorwiegend (aber nicht ausschließlich) bei völlig ausgewachsenen ♂♂ vor; bei anderen Gazellenarten soll sie eine demonstrative Bedeutung haben (Walther 1968). Weder das eine noch das andere kann jedoch als Beweis für Territorialität gelten, da beides auch bei nicht-territorialen ♂♂ vorkommt, z. B. bei Thomsongazellen (Walther 1964; s. auch Schenkel 1966).

Vieles spricht dafür, daß auch der Gerenuk territorial ist, wie die Mehrheit (evtl. alle?) seiner näheren Verwandten (Walther 1968); der endgültige Beweis steht allerdings noch aus. Es scheint, daß praktisch der ganze Wohnraum eines ♂a – unter den erwähnten Vorbehalten – als sein Territorium zu betrachten ist. Weitere Beobachtungen sind jedoch zur Abklärung dieser und anderer Fragen notwendig.



Abb. 7. Kotstellung beim Adultbock

V. Verhaltensweisen

Für eine eingehende Analyse sind meine Verhaltensbeobachtungen noch zu spärlich. Im folgenden wird lediglich unter-

sucht, wie weit sie mit den Angaben von Backhaus (1958) und Walther (1958, 1961, 1968) übereinstimmen, die ausschließlich Zootiere beobachtet haben.

1. Feindvermeidung und Flucht

Die „Pfahlstellung“ leicht alarmierter Tiere (Walther 1958, Abb. 12) sah ich bisher nie. Gelegentlich stehen einzelne ♀♀ mit geradeauf gestrecktem Hals minutenlang unbeweglich da und schauen unverwandt auf das störende Objekt, doch tragen sie dabei den Kopf waagerecht, nicht hochgereckt. Auch sind die Ohren meist aufgerichtet, d. h. der Störungsquelle zugewandt. Bei stärkerem Alarm werden Bewegungen von Ohren und Schwanz sowie das Wiederkauen weitgehend unterdrückt. Wenn sie wieder auftraten, deutete ich dies immer als Zeichen abnehmender Erregung, bzw. Fluchtbereitschaft. — Möglicherweise ist die „Pfahlstellung“ eine extreme Form des Ruhig-Verharrens, wenn kein Fluchtweg offensteht. Walther (1958, S. 347) sah sie nur an frisch eingelieferten Tieren; mit zunehmender Eingewöhnung verlor sie sich.

Auf der Flucht gehen Gerenuks vorerst in flüssigem Trab ab, bei hohem Alarmgrad in einem Galopp, der teilweise an die Prellsprünge anderer Gazellen erinnert (Walther 1968, Abb. 5). Dabei wird zuweilen der weiße Spiegel gespreizt, ähnlich wie beim Reh *(Capreolus capreolus).* Das von Schomber (1966) in Anlehnung an Sclater and Thomas (1898) beschriebene „Sich-Fortstehlen“ mit waagerecht getragenem Hals konnte ich nie beobachten. Eventuell wurde hier eine Ausweichbewegung, z. B. Durchschlüpfen unter Schlingpflanzen, falsch interpretiert.

2. Verhalten in der Gruppe

Nach Walther (1958) zeigen Gerenuks (im Zoo) ein ausgesprochenes „Zärtlichkeitsverhalten“, d. h. sie benibbeln sich gegenseitig häufig, vor allem an Kopf und Hals.



Abb. 8. Adultbock mit drei ♀♀ zusammen äsend

Entsprechendes konnte ich bisher im Freiland nicht feststellen. Hingegen reiben die Tiere gelegentlich die Köpfe aneinander, vor allem ♀♀ untereinander oder ♀ und Jungtier. Dabei unterfährt das eine Tier mit Stirn und Oberkopf des anderen Unterkiefer und drückt dann nach oben. – Kontaktverhalten wie gegenseitiges Belecken usw. hypertrophiert oft in Gefangenschaft (WALTHER 1968), möglicherweise als „Ersatzaktivität" bei weitgehendem Wegfall von Feindvermeidung und Nahrungssuche.

Unter „Rangordnung" schreibt SCHOMBER (1966, S. 47): „Die Führung des Rudels übernimmt immer, soweit vorhanden, ein Bock." Nach meinen Beobachtungen ist gerade das Gegenteil der Fall: Der Bock läuft fast stets hinter den ♀♀ her. Dies fällt vor allem bei der Flucht auf, z. B. wenn der Bock für sich allein eine geringere Fluchtdistanz hat als die ♀♀. Dann wird der „zahme" Bock von den „ängstlichen" ♀♀ auf die Flucht mitgerissen, d. h. der Bock folgt den fliehenden ♀♀, wohl vorwiegend „um den Anschluß nicht zu verlieren". Auch bei der Nahrungssuche geht das ♂a meist hinter den ♀♀ her.

In Konkurrenzsituationen ist das ♂a den ♀♀ eindeutig überlegen. Seine bloße Annäherung an ein fressendes ♀ veranlaßt dieses oft zum Weichen, gelegentlich sorgt Drohen durch Gehörnpräsentieren oder gar ein kurzes Vorprellen des ♂ dafür. Solche Situationen entstehen wegen der erwähnten „Marschordnung" recht häufig. Allerdings ist nicht immer zu entscheiden, ob das ♀ wirklich aus Unterlegenheit bzw. „Furcht" ausweicht oder um allfälligen sexuellen Avancen von seiten des ♂ „vorzubeugen". Andererseits äst das ♂a oft auch mit einem oder mehreren ♀♀ am gleichen Busch (Abb. 8).

Beim Weichen vor dem ♂a hebt das ♀ gelegentlich den Schwanz und klappt ihn auf den Rücken um (Abb. 9). Dasselbe tat ein Jungbock im Frankfurter Zoo vor dem ♂a, z. B. im Spielkampf (WALTHER 1961, Abb. 2). Bei freilebenden Gerenuks sah ich dieses Verhalten am häufigsten bei ♂♂j gegenüber einem ♂a oder ♂sa, seltener bei ♂♂sa gegenüber einem ♂a oder älteren ♂sa, und am seltensten bei ♀♀ gegenüber einem ♂a. Da das Schwanzhochklappen immer im Zusammenhang des Ausweichens vor einem Stärkeren vorkam, liegt es nahe, darin eine allgemeine Unterlegenheits- oder Demutsgebärde zu sehen, der im Freileben vielleicht größere Bedeutung zukommt als dem Demutliegen (WALTHER 1961), das ich nie gesehen habe. Dieses ist wohl ein „letzter Ausweg", der in Gefangenschaft infolge der beschränkten Bewegungsfreiheit häufiger beschritten wird als im Freileben.

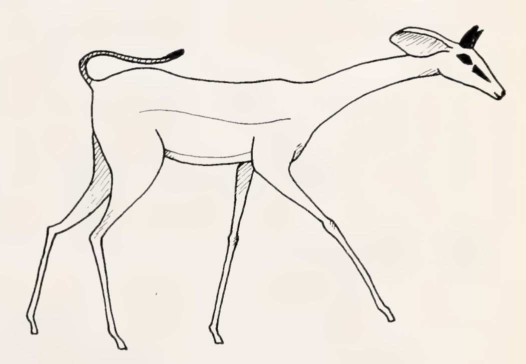


Abb. 9. Junger Gerenukbock in Demuthaltung (Schwanz hochgeklappt)

3. Paarungsverhalten

Meine wenigen Beobachtungen bestätigen diejenigen von BACKHAUS (1958) und WALTHER (1958) an gefangenen Tieren. Vor allem sah ich mehrmals das von diesen Autoren beschriebene Markieren des ♀ durch das ♂ mit dem Sekret der Voraugendrüsen, das offenbar zum normalen Paarungsverhalten auch in freier Wildbahn gehört. Entsprechendes ist sonst nur vom äußerlich sehr ähnlichen Dibatag (Lamagazelle, *Ammodorcas clarkei)* bekannt (WALTHER 1963).

VI. Diskussion

Die Giraffengazelle ist wohl der ausgesprochenste Laubfresser aller Gazellen, wenn nicht aller Antilopen überhaupt, mit Ausnahme vielleicht des Dibatag, mit dem sie mehrere ökologische Besonderheiten teilt (SCHOMBER 1966), vor allem die ausgeprägte Anpassung an Trockengebiete.

Im Gegensatz zu einigen nahen Verwandten, z. B. Thomson- und Grantgazellen *(Gazella granti)*, bildet die Giraffengazelle keine größeren Verbände, sondern stets nur kleine Gruppen. (Von anderen *Gazella*-Arten ist in dieser Hinsicht wenig bekannt.) Diese soziologischen Unterschiede dürften zumindest teilweise mit der Beschaffenheit der Lebensräume (Gegensatz offenes Gelände — Buschgebiet) in Beziehung stehen. Bemerkenswert ist das völlige Fehlen von reinen Bock-(„Junggesellen"-)rudeln, abgesehen von wenigen kleinen Gruppen von ♂♂sa, zumindest in meinem Beobachtungsgebiet (vgl. Tab. 3). Dies hängt wohl mit der geringen Populationsdichte zusammen und mag anderswo anders sein (Vergleichsdaten fehlen). — Damit im Zusammenhang steht auch der Umstand, daß bei den Gerenuk-♂♂ im Tsavo-Park offenbar der ganze Wohnraum als Territorium anzusehen ist. Doch ist dies vielleicht ebenfalls nicht typisch für die Art. Bei anderen Gazellen sind die Territorien — soweit bekannt — bedeutend kleiner als die Wohnräume (WALTHER 1968).

Ob und in welchem Maß einzelne Verhaltensweisen und die soziale Organisation der Giraffengazelle örtlich variieren, je nach den ökologischen Bedingungen, werden weitere Beobachtungen im Tsavo-Park und anderswo zu zeigen haben. Auch schlüssige Vergleiche mit anderen Arten lassen sich erst anstellen, wenn mehr über das Freileben der Giraffengazelle bekannt ist.

Zusammenfassung

Die Giraffengazelle (= Gerenuk) kommt in trockenen Savannen- und Buschgebieten Ost- und Nordostafrikas vor. Entgegen SCHOMBERS (1966) Ansicht ist ihre Verbreitung nicht unterbrochen.

Sie frißt Laub von Bäumen, Sträuchern und Schlingpflanzen, ferner Blüten und Früchte einiger Arten, aber kein Gras. Durch Aufrichten auf die Hinterbeine erreicht sie Pflanzenteile bis 2 m über dem Boden.

Die Zusammensetzung der Nahrung variiert örtlich, je nach Angebot, und zeitlich, je nach Jahreszeit und Niederschlägen. Bisher wurden 68 Arten von Nahrungspflanzen bestimmt. Gerenuks trinken selten oder nie; ihren Wasserbedarf können sie offenbar aus der pflanzlichen Nahrung decken.

Die Gruppen im Untersuchungsgebiet umfaßten 1 bis 10 (Mittel: 2,14) Tiere. Das Geschlechterverhältnis betrug 1 ♂ : 1,6 ♀♀. Etwa 30 Prozent der ♀♀ führten Junge. Gruppengröße und -zusammensetzung variierten von Ort zu Ort. Außer der Mutter-Kind-Assoziation gibt es kaum stabile soziale Einheiten.

Adulte ♂♂ traten stets einzeln auf, entweder allein oder mit ♀♀. Subadulte ♂♂ bildeten Gruppen von 2 bis 4 Tieren, die sich zeitweise an ♀-Gruppen anschlossen.

Die Wohnräume einiger individuell bekannter Gerenuks maßen 3 bis 6 km². Die Tiere waren ausgesprochen ortstreu; nur in einem Fall wurde der Wohnraum um 1 bis 2 km verlegt.

Adulte Gerenuk-Böcke sind wahrscheinlich territorial: 1. sind sie ausgeprägt standorttreu, 2. überschneiden sich die Wohnräume benachbarter ♂♂ nicht oder nur wenig, und 3. markieren adulte ♂♂ häufig mit den Voraugendrüsen und koten in auffälliger Kauerstellung.

Einige Verhaltensweisen der Giraffengazelle werden beschrieben und mit Beobachtungen anderer Autoren an gefangenen Tieren verglichen.

Folgende vorläufigen Schlüsse ergeben sich aus den bisherigen Beobachtungen:

1. Die Giraffengazelle ist wohl der ausgesprochenste Laubfresser aller afrikanischen Antilopen, ist aber hinsichtlich der Nahrungswahl recht vielseitig. Im Tsavo-Park ist die Bekämpfung von Buschfeuern wichtig für die Erhaltung ausreichender Nahrungsquellen.
2. Im Gegensatz zu nahe verwandten Arten bildet der Gerenuk keine großen Herden, was mit der Beschaffenheit des Lebensraums zusammenhängen dürfte. Im Untersuchungsgebiet kamen ferner keine Verbände mit mehreren adulten ♂♂ vor. Dies ist möglicherweise eine Folge der eher geringen Populationsdichte.
3. Offenbar ist der ganze Wohnraum eines Gerenuk-♂ als sein Territorium zu betrachten,

während bei anderen Gazellen das Territorium nur einen Teil des Wohnraums einnimmt. Auch dies ist vielleicht in Populationen höherer Dichte anders.

Résumé

Observations sur l'écologie et le comportement de la gazelle girafe

Ce rapport traite des observations sur l'écologie et le comportement de la gazelle girafe (= Gérénuk, *Litocranius walleri*) faites au Parc National du Tsavo (Est), Kénya.

L'espèce se rencontre en savane sèche et boisée. Sa distribution s'étend du nord-est de la Tanzanie sur le Kénya oriental et toute la Somalie jusqu'au sud-est de l'Ethiopie; contrairement à l'avis de Schomber (1966), elle n'est pas interrompue.

La gazelle girafe se nourrit du feuillage d'arbres, de buissons, et de plantes grimpantes, aussi des fleurs de quelques espèces. En se levant sur les jambes postérieures, elle atteint des branches jusqu'à 2 m au-dessus du sol.

La composition de la nourriture varie entre localités et entre saisons, dépendant de la présence des plantes préférées. Jusqu'à présent, 68 espèces de plantes ont été mangées par le gérénuk; son choix de nourriture est donc assez large. La gazelle girafe ne boit jamais d'eau; évidemment elle peut satisfaire ses besoins d'eau hors de la nourriture végétale.

Les troupes observées contenaient d'un à dix (au moyen 2,14) animaux. Sur un ♂ on comptait 1,6 ♀♀ dont environs 30 % étaient accompagnées de jeunes. Un ♂ adulte se rencontrait toujours seul ou avec des ♀♀, tandis que les ♂♂ subadultes formaient des troupes d'un à quatre individus. L'association femelle-jeune est la seule entité sociale d'une certaine stabilité; autrement les troupes se forment plus ou moins au hazard.

Les domaines (= *home range*) occupés par quelques individus connus mesuraient 3–6 km². La plupart des animaux étaient fidèles au même domaine au cours de l'étude; une seule ♀ déplaçait son domaine par 1—2 km.

Les ♂♂ probablement occupent des territoires: ils sont attachés à un certain endroit; les domaines de ♂♂ voisins ne chevauchent guère; les ♂♂ adultes marquent des objets proéminents (branches etc.) avec la sécrétion des glandes antorbitales et, pour la défécation, se baissent en une position courbée qui pourrait avoir une signification sociale.

Quelques aspects du comportement général sont décrits et comparés avec les observations d'autres auteurs, surtout la fuite, les relations sociales, et l'accouplement.

Les suivantes conclusions préliminaires ont été tirées:

1. Parmi les antilopes africaines la gazelle girafe est probablement la seule qui se nourrit presqu' uniquement de feuilles d'arbres, de buissons, etc. Pour assurer l'existance continue de l'espèce il est nécessaire de combattre les feux de brousse qui détruisent les jeunes arbres et buissons.
2. Contrairement à d'autres espèces de gazelles le gérénuk ne forme pas de grandes troupes, ce qui est probablement lié à la nature de son biotope. Aussi, aucune troupe composée de ♂♂ adultes n'a été trouvée. Ceci est peut-être une conséquence de la densité assez basse dans le parc.
3. Il apparaît que le domaine entier d'un ♂ est en même temps son territoire, tandis que chez d'autres gazelles le territoire n'est qu'une partie du domaine. Ceci pourrait être différent dans des populations plus denses.

Summary

Field observations on Ecology and Behaviour of Gerenuk

This paper presents field observations on ecology and behaviour of gerenuk *(Litocranius walleri)* in Tsavo National Park (East), Kenya.

The gerenuk occurs from northeastern Tanzania through eastern Kenya and most of Somalia to southeastern Ethiopia in uninterrupted distribution, contrary to statements by Schomber (1966). It inhabits dry savanna and thorn bush and feeds on the foliage of trees, bushes and some creepers and climbers, also some flowers and fruits, but no grass. Rising on the hindlegs, it can reach food items up to 2 m above ground level.

The gerenuk carefully selects palatable items, probably on the basis of scent. The composition of its diet varies locally and seasonally, in relation to availability and growth stages of suitable plants. Sixty-eight species of food plants have been identified so far. Gerenuk were never seen drinking water; apparently they can satisfy their water requirements from the ingested plant material.

Groups numbered 1—10 (average 2.14) individuals. The sex ratio was 1 ♂ : 1.6 ♀♀. About 30 % of the ♀♀ were accompanied by young animals. Size and composition of groups varied locally.

Adult ♂♂ were always seen singly, either alone or with ♀♀. Subadult ♂♂ often formed groups of 2—4 individuals, sometimes associated with ♀-groups. Group formation appeared to be mainly casual, the only stable social unit being the mother-young association.

Home ranges of known individuals measured 3—6 km²; in general the animals were very faithful to them. One shift of home range was recorded, however.

Male gerenuk are likely to be territorial: They are attached to a relatively small area; home ranges of neighbouring ♂♂ show little or no overlap; ♂♂ frequently deposit scent marks from their antorbital glands and defecate in a low-crouched posture that may have social significance.

Some behavioural elements are described and discussed in comparison with observations made by other authors on captive gerenuk, e. g. alarm and flight, dominance and submission, and mating.

The following preliminary conclusions have been drawn:

1. The gerenuk is probably the most exclusive browser among African antelopes. The wide range of food plants utilized indicates a considerable adaptability with regard to food. Essential for the survival of gerenuk in Tsavo Park is the availability of suitable browse which can be maintained through strict control of bush fires.
2. In contrast to several near relatives the gerenuk does not occur in large herds. This is probably coupled with its habitat preferences. Also, no all-male groups were found in the population studied, except for groups of subadult ♂♂; this may be linked to the relatively low population density.
3. Apparently, a male's entire home range must be considered as his territory. In other gazelles, territories are only a portion of the home range. Again, this may be different in populations of higher density.

Literatur

Backhaus, D. (1958): Beitrag zur Ethologie der Paarung einiger Antilopen. Zuchthygiene **2**, 281—293.

— (1960): Zur Anpassung der Giraffengazelle *(Litocranius walleri* Brooke, 1878) an trockene Lebensräume. Säugetierkundl. Mitt. **8**, 43—45.

Glover, J. (1963): The elephant problem at Tsavo. E. Afr. Wildl. J. **1**, 30—39.

Glover, P. E., and Sheldrick, D. (1964): An urgent research problem on the elephant and rhino populations of the Tsavo East National Park, Kenya. Bull. epiz. Dis. Afr. **12**, 33—38.

Kirchshofer, R. (1963): Das Verhalten der Giraffengazelle, Elenantilope und des Flachland-Tapirs bei der Geburt. Z. Tierpsychol. **20**, 143—159.

Krämer, A. (1969): Soziale Organisation und Sozialverhalten einer Gemspopulation *(Rupicapra rupicapra* L.) der Alpen. Z. Tierpsychol. **26**, 889—964.

Laws, R. M. (1969): The Tsavo Research Project. J. Reprod. Fert., Suppl. **6**, 495—531.

Leuthold, W. (1966): Homing experiments with an African antelope. Z. Säugetierkunde **31**, 351—355.

— (1969): Naturschutzprobleme und ökologische Forschung in Ostafrika. Schweizer Naturschutz **35**, 117—125, 150—153.

— (1970a): Preliminary observations on food habits of gerenuk in Tsavo National Park, Kenya. E. Afr. Wildl. J. **8**, 73—84.

— (1970b): Observations on the social organization of impala *(Aepyceros melampus)*. Z. Tierpsychol. **27**, 693—721.

— (Im Druck): Ethology and game management. Proc. 9th Internat. Congr. Game Biol., Moscow 1969.

Mohr, C. O., and Stumpf, W. A. (1966): Comparison of methods for calculating areas of animal activity. J. Wildl. Mgmt. **30**, 293—304.

Nice, M. M. (1941): The role of territory in bird life. Amer. Midl. Nat. **26**, 441—487.

Noble, G. K. (1939): The role of dominance in the life of birds. Auk **56**, 263—273.

Sanderson, G. C. (1966): The study of mammal movements — a review. J. Wildl. Mgmt. **30**, 215—235.

Schenkel, R. (1966): Zum Problem der Territorialität und des Markierens bei Säugern — am Beispiel des Schwarzen Nashorns und des Löwen. Z. Tierpsychol. **23**, 593—626.

Schloeth, R. (1966): Verwandtschaftliche Beziehungen und Rudelbildung beim Rothirsch *(Cervus elaphus* L.). Rev. suisse Zool. **74**, 434—440.

Schomber, H. W. (1963): Beiträge zur Kenntnis der Giraffengazelle *(Litocranius walleri* Brooke, 1878). Säugetierkundl. Mitt. 11, Sonderheft **1**, 1—44.

— (1966): Giraffengazelle und Lamagazelle. Neue Brehm-Bücherei No. 358, Kosmos-Verlag, Stuttgart.

Stewart, D. R. M. and Stewart, J. (1963): The distribution of some large mammals in Kenya. J. E. Afr. Nat. Hist. Soc. **24**, 1—52.

TINBERGEN, N. (1936): The function of sexual fighting in birds and the problem of the origin of "territory". Bird Banding **7**, 1—8.
ULLRICH, W. (1963): Einige Beobachtungen an Wildtieren in Ostafrika. II. Giraffengazellen. Zool. Garten NF **27**; 187—193.
WALTHER, F. (1958): Zum Kampf- und Paarungsverhalten einiger Antilopen. Z. Tierpsychol. **15**, 340—380.
— (1961): Zum Kampfverhalten des Gerenuks *(Litocranius walleri)*. Natur und Volk **91**, 313—321.
— (1963): Einige Verhaltensbeobachtungen am Dibatag *(Ammodorcas clarkei* Thomas, 1891). Zool. Garten NF **27**, 233—261.
— (1964): Einige Verhaltensbeobachtungen an Thomsongazellen *(Gazella thomsoni* Günther, 1884) im Ngorongoro-Krater. Z. Tierpsychol. **21**, 871—890.
— (1968): Verhalten der Gazellen. Neue Brehm-Bücherei No. 373, Kosmos-Verlag, Stuttgart.

Anschrift d. Verfassers: Dr. Walter LEUTHOLD, Tsavo Research Project, P. O. Box 14 Voi, Kenia

Factors Regulating the Evolution of Microtine Tooth Complexity

By R. D. GUTHRIE

University of Alaska

Eingang des Ms. 20. 4. 1970

Introduction

As a medium to examine the changes in the last several million years, and as present day indicators of micro-environments, microtine rodents are almost unsurpassed among mammals. Their relative specificity of habitat is a boon to paleoecologists. Also, their rapid evolutionary rate has been and is very important to Pleistocene stratigraphers. Increasing documentation of these changes from the fossil record have made microtine teeth the primary index fossils of terrestrial Pleistocene deposits in both Eurasia and North America (HIBBARD, 1959; KOWALSKI, 1966).

The major changes in the microtines that have been documented from the fossil record mainly involve changes in the cheek teeth. Most discussions about fossil microtines are thus discussions of their dentition. Paleontologists have reached a point where our understanding of the general chronology and highlights of microtine dental evolution is reasonably clear although there are certainly many gaps and many phylogenetic lines yet to be tied. The present study is not an attempt to add new knowledge to either the chronology or the phylogeny of these mice but to examine some aspects of the biology of the dental variations both between taxa and within populations. The nature of microtine dental changes and differences have been touched on by a number of investigators — paleozoologists and neozoologists alike — in connection with systematic, phylogenetic, and dietary studies. I have attempted here to unify some concepts in these fields and intermesh them into a general framework of evolutionary ecology. Among mammals microtines are an optimal group for a synthesis of this type. Microtine teeth were selected as a research medium because they represent an almost unique opportunity to follow well-documented evolutionary changes over a moderately short period of time in the fossil record. Most importantly, a broad spectrum of microtine

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 37—54

species still exists, in the modern fauna, with varied dentitions and in various ecological relationships where hypotheses formulated from the fossil lines can be tested, and analogies can be drawn from comparable conditions of the modern forms.

There are several basic questions generated by a review of microtine dental evolution: why such a rapid radiation, why so much diversity of dental patterns within the whole group, why the peculiar variations within sub-groups and communities, and what selection pressures have been responsible for these patterns?

In this paper I have presend several ideas as to why the teeth have evolved the way they have, and discussed some factors which have influenced these changes. Before I go into a discussion of the factors which seem to affect the complexity of microtine teeth, let me briefly review microtine evolution and place the changes in some sort of ecological setting.

Although the microtines have undergone considerable evolution, it has been within the narrow confines of the terrestrial „mouse“ niches. Only the muskrat *Ondatra* has switched to aquatic habitat and increased its size beyond the typical microtine range (aquatic preferences and large size are probably related ecologically or physiologically). The main changes that the microtines have experienced appear to be dietary. Hinton (1926) recognized that the living members which have teeth similar to the early forms are primarily fruit and seed eaters, but most of the recent species prefer the vegetative parts of plants — the stem, leaves, and roots. The trend toward greater utilization of the vegetative portions appears to increase throughout the microtine radiation. This assumption is based primarily on analogies between the diets of modern forms and the structure of their teeth in comparison to the dental patterns of the fossil species.

Microtines can be divided on the basis of their dentition into two moderately discrete non-taxonomic categories: those with rooted molars and those with parallel-sided molars which never form roots. The rooted forms predominated in the Pliocene and early Pleistocene, and species with parallel-sided molars predominated in the middle and late Pleistocene. In North America the more common early genera with rooted molars are *Prosomys, Ogmodontomys, Ophiomys, Cosomys, Pliophenacomys, Nebraskomys,* and *Pliopotamys.* In Eurasia the common early rooted-toothed genera are *Dolomys, Mimomys,* and *Pliomys.* No early ancestor has been found which connects the Nearctic and Palearctic species to a stem stock. There are certain similarities between the New and Old World forms thought to be due to phylogenetic proximity by European paleontologists and to parallel evolution by American paleontologists (Hibbard and Zakrzewski, 1967). The only genus with rooted molars to have undisputed indigenous representatives in both Eurasia and North America is *Clethrionomys.* It has an earlier history in Eurasia and appears to have arisen there. Recently *Pliomys* specimens have been found in early to mid-Pleistocene deposits in Northwestern Alaska (Guthrie and Matthews, unpublished manuscript). Several genera with parallel-sided molars occur in both Eurasia and North America: *Microtus, Lemmus, Dicrostonyx,* and *Lagurus.* All appear to have moderately long histories on both continents.

Ecologically the present relationships of the rooted to non-rooted forms seem to follow a pattern seen in other groups (e. g., primates) where the phylogenetic relicts now occupy special peripheral habitats. Among the living genera with rooted molars most occupy some atypical microtine habitat. The muskrat *Ondatra* is aquatic or semiaquatic. Other groups with rooted teeth are found in arboreal or at least woodland habitats (e. g., *Phenacomys* and *Clethrionomys). Cletrionomys* is very abundant in some open northern communities but seems to occupy the *Peromyscus*-niche in the north. *Dolomys* is a nocturnal montaine form and *Ellobius* is extremely fossorial.

The ecological shift from the fruiting part of the plant to the vegetative part resul-

ted in an increasing tooth complexity of which the loss of roots was only one aspect of the change. The enamel perimeter of the crown became extremely convoluted. Each species of recent and fossil microtine has a characteristic molar pattern and there are even gross differences within some species. There is an almost complete spectrum among living microtines representing the different phylogenetic stages of increasing tooth complexity. By combining what is known of the present ecology of the microtine species possessing these different tooth structures with what is known about the evolutionary trends, I believe it is possible to get some insight into what factors now regulate and have regulated microtine tooth shape in the past.

As others have pointed out (e. g., KURTÉN, 1960), the taxonomy of the microtines need revision by someone using consistent standards of species and genera based on variations observed within living communities. I would guess that this will result in greater synomizing than splitting of taxa. No matter what the changes in future taxonomic revision, the overall direction of the trends is clear, as is our concept of the magnitude of evolutionary rates involved.

Although many authors have referred to the extremely rapid dental changes among microtines, the many different variables involved make it difficult to speak in exact terms of rates of evolution. Taxonomic comparisons of incipient genera or species involve the subjective views of the different taxonomists. Absolute comparisons are impeded by the inadequacies of the fossil record and variations in dating. Some paleontologists feel that such variables as generation length should also enter into any analysis of evolutionary rate. There is also the matter of some major phenotypic changes requiring little genetic change. Therefore, comparisons of similar characters experiencing about the same kind of changes in organisms not too different in generation length or other life history features are more likely to have some validity. Compared to other small mammals, the microtine rodents represent one of the most extreme cases of rapid evolution, both in terms of their rate of phylogenetic diversification and the absolute changes occurring within each line. Other mammalian groups have also had periods of quite rapid evolution, but these radiation bursts for most living mammalian groups occurred in the mid- to late Tertiary. The rapid evolution of the microtines is so apparent because: (1) their major radiation occurred quite late, (2) their fossils are so common (partly because of the high population densities and high rate of turnover), and (3) their wide distribution encompassing most of the Holarctic. Although surely many microtine characters were changing, the rapid evolution of the cheek teeth is probably the most dramatic.

Origin of the trends in microtine molar evolution

As I stressed in the introduction, the main theme governing microtine evolution appears to be the shift from a diet of the fruiting part of the plant to the vegetative portion. At least, the main correlation among the shapes of modern microtine molars appears to correspond with this dietary spectrum. What is most puzzling about the microtine radiation is not that they invaded the grazing niche but that they were so late in doing it. The ungulate lines experienced major changes in the same direction during the mid-Tertiary. It appears that the small-mammal grazing niche went virtually unfilled from the early Miocene to the mid- to late Pliocene. Yet from plant part of the what paleobotanists can gather, there have been no great additions or deletions to the biome structures since the mid-Tertiary. The possible exception, of course, is the development of the tundra. The northern areas may have contained the stem stocks for the microtine radiation producing the disjunct spotty picture of microtine evolution in the American Great Plains and in parts of Central Europe. But still the lack of early occu-

pation by the microtines cannot be explained by the absence of suitable habitat for a small grazer.

If the pre-Miocene plant communities did not include extensive open herbaceous areas, the available habitats could have well been exploited rather thoroughly by mammals such as squirrels and woodland mice eating primarily the seeds (and succulent leaves in season). The holarctic expansion of the temperate northern grasslands, however, opened up immense habitats for those able to survive the whole year on the vegetative portion. The ungulates were in a much closer position to take advantage of this change. The ungulate change from browsing to grazing is major but much less than from a crushingtoothed seed and fruit eater to grass eater. It could be that sheer phylogenetic distance was the most important factor in the evolutionary lag. That is, they were not physiologically, morphologically, etc., capable of taking full advantage of the expanding grasslands. The fact that the microtine evolution has been so rapid and yet microtines were apparently not able to fill the grassland niche for quite some time also argues for the lack of phylogenetic proximity idea. Actually the evolution of another group of grazers, the mammoths, also lagged behind the development of the grasslands, probably for similar reasons.

The main trends in the microtine dentition relate to two main themes: a. a more complex grinding surface on the crown and b. a. prolonged resistance to a functional reduction of the crown by abrasion.

The trends involved in the first of these two interrelated categories may be characterized by 1. an increase in the degree of penetration of re-entrant angles, 2. an increase in acuteness of salient angles, 3. a decrease in width of re-entrant angles, 4. the addition of salient angles to the posterior end of the uppers and the anterior of the lowers, 5. an increase in the degree or alternation of salient angles, 6. the re-entrant angles of the uppers increase in the degree of posterior alignment and lowers anterior, 7. an increase in specialization of enamel, thick anterior surface of salient angles of uppers and posterior of lowers, and a thinning of the enamel on the apices of the re-entrant and salient angles.

In the second category there are trends toward: 1. an increase in hypsodonty, 2. a reduction in the number and size of the roots, and, finally, 3. the development of continuously growing cheek-teeth. Superimposed on these different trends is the acquisition of cementum in the re-entrant angles in several lines. There seems to be no general trend in absolute size of the molars. With but a few exceptions the microtines have varied within narrow size limits. Hibbard (1964) and other authors have referred to these trends and listed additional ones, such as the elongation of the lower incisor Hibbard has on a number of occasions pointed out that these trends do not necessarily all exist concurrently in different microtine lines, nor at the same rates, nor even in the same sequence. In spite of this fact, the changes seem to be related as part of the same syndrome of changig to a more abrasive diet.

The different evolutionary trends found in the microtines are in actuality the same trends one sees in any grazing radiation, i. e., an increase in tooth height (hypsodonty) to compensate for increased crown attrition, and increased crown complexity of the enamel to increase the masticatory efficiency by increasing the amount of the cutting edges. The two are interrelated, as a complex crown should also decrease the rate of wear. The microtines differ from many other grazers in their mode of jaw movement. They have a high antero-posterior (propalinal) component to their jaw movements, as can be seen in the abrasion scratches on the enamel. As a result of the anterio-posterior jaw motion, the thicker enamel of the later microtines is at right angles to the siggital plane. Those enamel areas that are almost parallel with the saggital plane are thin or deleted all together. These areas are the medial parts of the re-entrant angles and the outermost apex of the salient angles.

Another unusual feature of the microtine evolutionary pattern is that there are very few groups of mammals that have had their major radiation at high latitudes. Today most mammalian groups have their concentrations of genera to the south. Microtines, therefore, represent a reversed taxa cline. The number of microtine genera is greater in the Arctic and Subarctic and, for the most part, declines toward the equator. With the exception of the microtines, the Pleistocene and Recent mammal communities in the north are made up of a hodge-podge of representatives from more southern radiations.

KURTÉN (1960) has pointed out that the changes within the microtine radiation are unidirectional rather than fluctuating. When the different evolutionary lines are examined in detail, there are some exceptions to this statement, but on the whole, he is correct. Any one of the indices of tooth complexity plotted for Pleistocene voles and lemmings illustrates this directional increase in tooth complexity.

Increasing tooth complexity has taken place both at the level of the new lines which originated by speciating, and in old lines which are physically evolving. There are some lines, however, which are moderately stable. In addition to these early lines, which have not changed appreciably, there are also new groups which have recently invaded niches which were once occupied by older lines that have since become extinct. The diversity of the community has an additive character.

This pattern is different from some radiations in which all lines are moving (although perhaps irregularly) toward a certain morphology that can best utilize a new habitat. The microtines generally maintain the whole spectrum of morphological tooth types, seldom eliminating the few most "primitive" tooth forms in the community. I should emphasize that this is an ecological or community phenomenon more than phylogenetic. Almost all microtine lines show some tendency to move toward the high and complex crowned tooth form. However, many lines do leave evolutionary relict branches behind, representing the more original simple crown form. *Microtus* is an excellent example of this phenomenon within a genus. The general trend within the genus *Microtus* has been to increase crown complexity (GUTHRIE, 1965). Many species, however, have simple tooth shapes not too dissimilar from their early Pleistocene ancestors. From what we know now of the history of microtine communities, it appears to be a phylogenetic tangle with different possibilities along in the continuum of increasing tooth complexity being pre-empted and sometimes retaken by different phylogenetic lines. In one community it is one genus that occupies the most complex dental from in the community; at another time or place it is another genus. The same is true for the forms with the least complex teeth.

The trend to increase tooth complexity is only an overall phenomenon. When phylogenies are examined in detail, there are many evolutionary "flat spots" and even reversals, as I will discuss later. The overall trend, however, in increased tooth complexity is indisputable. The trends within each line can be understood best if one keeps in mind the evolution of the whole community. The microtines in essance had only one available route in which to radiate, that is, *away* from the Cricetinae. If the small mammal herbivore niches could be illustrated in a tier (Fig. 1), with the fruit and seed eating positions at the bottom and the grazing ones at the top, it is easy to see how the microtine dietary radiation almost had to be directional. Since those positions near the base line were already occupied, an increase in community complexity could mainly occur toward the grazing end of the spectrum. It appears that competition then forced an expansion of most new branches into the only available route, a coarser diet of leaves, stems and roots. These latter opportunities increased with the expanding grasslands. What surely happened was that the new phylogenetic lines which were able to capitalize on the vegetative portions were able to persist alongside the fruit and seed eaters; whereas those new lines that utilized the fruit and seeds either never

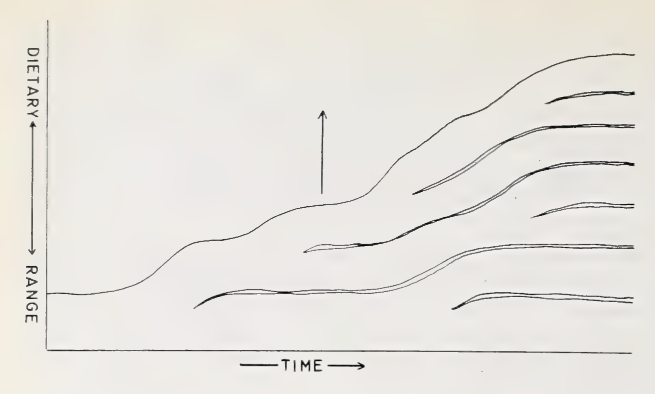


Fig. 1. Schematic diagram of the nature of microtine dental radiation in relation to diet. The higher tiers represent exploitation of a more abrasive diet (roots, leaves, stems, etc.). The lower tiers represent a more fruit-seed type diet.

occurred or could not compete with the resident fruit and seed eaters and became extinct, or they were able to replace them, which essentially produced no ecological change in the community structure.

The community evolution in microtines is doubtless more complex than the theory illustrated by Fig. 1. Viewed in its multidimensional form, the small mammal community has many possibilities for increases in complexity without radical change in dietary preferences, such as specializations for woodland vs. open meadow, terrestrial vs. aquatic or arboreal, large size vs. small size, etc. However, this does not negate the theory, it only points out the incompleteness.

Selection pressures affecting microtine tooth complexity

If the theory presented in the foregoing section is correct that the evolutionary radiation of microtines is an increasing exploitation of the newly abundant herbaceous vegetative plant parts as a result of other niches being occupied, it seems likely that *the selection pressures governing tooth complexity within any line are determined, or at least directed, by a combination of the nature of the community structure and the potential opportunities for diversification.*

Since it is almost impossible to measure existing selection pressures directly, one can only analyze the pattern of the changes that have taken place in comparison to the different circumstances involved and assume, with good reason, that natural selection has been responsible. Given a certain community structure, one should be able to predict the relative degree of stabilizing or directional selection pressures which exist (or, in reality, have existed) and be able to test this prediction by analyzing the nature of the species variation. Since intensity of stabilizing pressures or (thinking of it in another way — niche width) should correspond to the expressed variation, as others (Van Valen, 1965; Selander, 1966) have shown. The more intense the stabilizing pressures (the smaller the niche) the less expressed variation one would expect to see. The existence of directional selection for any length of time should be easy to detect, simply as some sort of selection response — that is, a change in the mean.

If most of the selection pressures on microtine tooth complexity came from competition with other members in the community, one could formulate several expected results or rules — all else being equal — governing microtine evolution.

1. Species living in more complex communities should have less variable teeth than those species living with no sympatric competition.
2. Species with the most complex teeth should be evolving (or have evolved)) at a faster rate than other members in the community (that is, they should be experiencing greater directional selection pressures since they are the lines most likely to move farther into the unexploited grazing niche).
3. Species with complex teeth, from a heterogeneous microtine community, that are placed

alone on an island with varied plant types should experience a change to a simpler dentition. The reverse is true for a simple-toothed form.

4. If a species (A) with simple teeth comes into greater competition with another with more complex teeth (B), in part of its range one can expect that *A* will have even less complex teeth in the area of greatest competition, and *B* to have more complex teeth.
5. If two habitats (say woodland and meadow) are partitioned between two different species with little overlap and one species should be removed, the other could be expected to invade that habitat and extend its range of dental complexity toward that of the displaced species.
6. When two species live sympatrically in the same micro-environment, the complexity of their dentition will not be the same, i. e., the phenomenon known as *character displacement* (Wilson, 1956).
7. A heterogeneous microtine community should represent the broad spectrum of tooth complexity.

Before going into individual cases of competition between specific microtine species and genera, we might first take a brief look at a microtine community to compare the model with a real situation. In Fig. 2 I have given a rather stylized illustration of the diets (and, accordingly, tooth complexity) of the principal microtines in Alaska. These are the microtines with which I am most familiar. No specific analysis has ever been made on the ecological roles of all Alaska microtines, although there are several summaries which deal with parts (Bee and Hall, 1956; Pruitt, 1966; Rausch, 1951; Pitelka, 1957; and Guthrie, 1969). In some areas where the vegetation or micro-environment is very homogeneous, only one or two species can be found, but in most situations there are more than one or two species even though one may be dominant. In these northern species, drainage (or the amount of moisture) is an important element in their ecology. Thus, I have used it as the other axis in Fig. 2. The two-factor separation does not do justice to the many other things that govern microtine habitat preferences, but it does illustrate some basic differences which will suffice for our purposes of discussing tooth complexity.

The spread of the different species cannot be illustrated well in Fig. 2, but one can see that the preference peaks scatter throughout the possible habitats. *Clethrionomys,* which has the least abrasive diet, occupies one end, primarily the woodland, but is almost ubiquitous wherever overhead cover exists. *Lemmus* and *M. oeconomus* occur in primarily moist places, although *Lemmus* is more of a grazer. *M. pennsylvanicus* and *M. longicandus* occupy moderately well-drained-to-moist areas and are primarily grazers, while *M. gregalis* (= *M. miurus)* is found almost always in quite well-drained areas, usually on alpine slopes. *Dicrostonyx* has the most

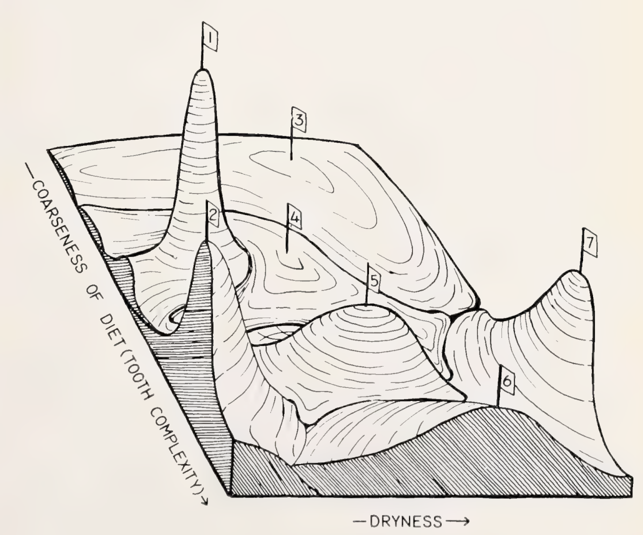


Fig. 2. A diagramatic illustration of the dominant microtines and their habitats in Alaska on two parameters. The species are 1 *Lenimus lemmus,* 2 *Ondatra zibethica,* 3 *Clethrionomys rutilus,* 4 *Microtus oeconomus,* 5 *Microtus pennsylvanicus,* 6 *Dicrostonyx torquatus,* 7 *Microtus gregalis*

complex teeth and apparently the most abrasive diet and occurs in varying conditions, but seems to prefer the drier areas. Taken together with the other variables in microtine ecology, the peaks of dietary preference seem to be dispersed in an equidistant pattern; which is consistent with what we would expect from the model of microtine community evolution.

Now, jumping from the community to the more specific comparisons, we can look at what has happened to tooth patterns in different individual cases of microtine competition. I have separated the types of competition into several categories, which are purely operational, for discussion purposes only. These are: competition between species, competition between different microtine genera, competition with nonmicrotines, and, finally, isolated species with no intergroup competition.

Competition between species of the same genus

At least three potential expressions of competition between species exist (1) allopatric complementarity (where one species geographically replaces another species with a similar habitat preference) in their geographic distributions, (2) sympatric complementarity (where the preferred habitats, although both are in the general area, are separated ecologically, physically, or in other ways), and (3) the situation where both sympatric species actually do occur in the same microenvironment but have complementary specialization produced by their competition. The second and thrid categories are rather similar, since they represent the two extremes of a continuum, so my examples will refer to both.

There are numerous examples of the first case. The two abundant species of the genus *Clethrionomys* in North America *(C. gapperi, C. rutilus)* have somewhat similar tooth complexities and are complementary in their distributions. Distributions of Eurasian species of *Clethrionomys* are also complementary. *C. rutilus* occurs primarily in the north and *C. glareolus* in the south. It appears that the absence of *Apodemus* is necessary for both to co-exist extensively (Corbet, 1966). *Apodemus* is even less of a grazer than *Clethrionomys,* so perhaps its absence provides greater niche width allowing two species of somewhat similar habits to co-exist.

The bog lemmings, *Synaptomys cooperi* and *Synaptomys borealis,* are essentially mutually exclusive in their range (Hall and Kelson, 1959). *Dicrostonyx torquatus* and *Dicrostonyx hudsonius* also do not overlap geographically; also *Phenacomys intermedius* and *P. longicaudus.*

Among the species of the genus *Microtus* there are numerous examples of allopatric complementarity and, thus, presumably competitive exclusion. Corbet (1966) points out this type of relationship between *M. agrestis* and *M. socialis* and between *M. nivalis* and *M. oeconomus* in Europe. In North America *M. montanus* and *M. californicus* also show this relationship.

There are several studies that provide us with evidence of interspecific competition between sympatric species. A few examples will illustrate how these relate to tooth complexity. Zimmerman (1965) analyzed the preferred habitats and stomach contents of two sympatric species of *Microtus.* He found that *M. pennsylvanicus* occurred predominantly in fields containing at least 50% grasses with abundant cover, whereas *M. ochrogaster* was found in areas with fewer grasses and less cover. The latter had a broader dietary variety than *M. pennsylvanicus.* The teeth of the two species are quite different. Those of *M. pennsylvanicus,* like a true grazer, are much more complex. The teeth of *M. ochrogaster* are among the simplest found in the genus. They are more similar to *Clethrionomys* or other microtines with more varied menus. Findley (1954) has also suggested that competitive exclusion serves to maintain the separation of these two *Microtus* species in situations of sympatry.

The two species of *Microtus* that are most abundant in the north, *M. gregalis* (= *M. miurus*) and *M. oeconomus,* show much the same sympatric complementarity (PRUITT, 1966). *M. gregalis* is usually found in drier, welldrained sites that usually correspond to the grassy alpine meadows, while *M. oeconomus* is found mostly in the moist lowlands. In some areas populations are contiguous. *M. gregalis* has the more complex dentition. In interior and parts of southern Alaska *M. pennsylvanicus* has pushed northward since the opening of the Cordilleran corridor since the last glaciation (GUTHRIE, 1969), and now occupies some of the same areas as *M. oeconomus.* Where the two occur together I have noticed a similar separation into two different habitats.

Character displacement within *Microtus* is so general that one could say that where two *Microtus* species occur sympatrically seldom do both have dental batteries of similar complexity.

Two species of *Clethrionomys* are spread over the northern parts of Europe and Asia. *C. rutilus* has more complex teeth than *C. rufocanus.* and the two are frequently sympatric (CORBET, 1966). Farther south there is only one species, *C. glareolus,* which has quite variable teeth (Ibid.).

KOPLIN and HOFFMAN (1968) illustrated that habitat segregation in sympatric population of *M. pennsylvanicus* and *M. montanus* is due to competitive exclusion by experimentally removing individuals of *M. pennsylvanicus* which resulted in enroachments of *M. montanus* into the area.

Competition between Genera

There is some direct evidence of intergeneric competition among microtines (CHITTY and PHIPPS, 1966). However, the best indirect evidence of competition between genera of microtines comes from island populations. The severity of competition between the two most common microtine genera, *Microtus* and *Clethrionomys,* on islands has been presented by CAMERON (1964). He found that once a small island is colonized by one species of either genus it will exclude a species of the other. Although both genera occur on the offshore islands of Great Britain, some are inhabited by *Clethrionomys* and others by *Microtus,* but on none of the offshore islands do they occur together. There are several pairs of ecologically similar islands, one of which is inhabited by *Microtus* and the other member of the pair by *Clethrionomys.* CAMERON suggsts that the most likely explanation for this phenomenon is that the first genus to reach an island can prevent further colonization, rather than the species being on the island because it is better adapted to the island condition than other forms. CAMERON also found that on some wooded islands in North America, *Microtus* appropriates the ecological niche of *Clethrionomys* and occupies the woodlands, which it normally shuns on the mainland.

These island situations provide us with some information of the nature of the habitat competition on the mainland and how it relates to tooth morphology. Where *Clethrionomys* occurs on an island uninhabited by *Microtus,* its teeth tend to become more complex; however, where *Microtus* is found on an island uninhabited by *Clethrionomys,* it generally has less complex teeth than its counterparts on the mainland. On the islands of Ramsay, Jersey, and Skomer in Great Britain, where no *Microtus* are found, *Clethrionomys glareolus* has a large fourth inner ridge on the M^3, whereas on Mull and on the British mainland, the inner ridge is small (CORBET, 1964). *Clethrionomys* shares these latter two places with *Microtus argrestis.*

St. Matthew, a small island on the Bering-Chukchi platform between Alaska and Russia, is inhabited by a species of *Microtus* which has apparently been derived from the Holarctic *M. gregalis* (= *M. miurus*) (RAUSCH and RAUSCH, 1968). Since St. Matthew Island was part of the land bridge during the Wisconsin glaciation

(Hopkins, 1959) it is probable that this species, *M. abbreviatus*, has undergone very rapid evolution since the inundation of the Bering-Chukchi land bridge. The most striking difference between the St. Matthew Island species and the *M. gregalis* on the mainland is in the simpler and more rubust teeth of the former. *M. gregalis* shares the mainland with other species of *Microtus* and other genera of microtines. Among these other mainland forms it has quite complex teeth. Thus, one would have predicted that without the competition from this mainland microtine community, *M. gregalis* would exploit a broader food resource and, as *M. abbreviatus* has done, reduce its tooth complexity.

Island situations seem to increase the competition which the species are adapted to on the mainland. Small offshore islands seldom, as Cameron (1964) pointed out, hold two species of microtines. On the other hand, St. Lawrence Island, a much larger island just north of St. Matthew, has three species of microtines. Islands the size of Scotland and England seem to be well above the critical size which will allow more than one species of vole in a confined situation.

There also appears to be competition between *Peromyscus* (a non-microtine) and *Microtus*. Although *Peromyscus* has colonized the Queen Charlotte Archipelago in eastern Canada, *Microtus* has failed to do so (Forster, 1963). Increased competition in a more restricted area, or more homogeneous one, is probably a general phenomenon.

The two northern Lemmings, *Lemmus* and *Dicrostonyx*, usually occur together. Although they differ in microhabitat preferences, *Dicrostonyx* is more likely to occur with *Lemmus* than with any other microtine (Pruitt, 1966). Wherever the two genera occur, *Lemmus* seems to be dominant. Actually, *Dicrostonyx* is seldom dominant in any microtine community. The fossil record of these species is sporadic but sufficient for us to see the *Lemmus* molar pattern has remained almost unchanged, while *Dicrostonyx* has been rapidly increasing the complexity of its molar pattern. It is perhaps more than coincidental that the only major area in the *Dicrostonyx* distribution where *Lemmus* is absent is where *Dicrostonyx* retains an earlier simpler tooth pattern. This area is on the Hudson Peninsula, and the species is *Dicrcstonyx hudsonius*. I suspect that the increase in *Dicrostonyx's* tooth complexity was a gradual invasion of a dietary from that reduced its competition with *Lemmus* and the northern *Microtus* species. In an area where *Lemmus* was absent, such as the Hudson Peninsula, *Dicrostonyx* might not be subjected to as great a competition pressure to increase tooth complexity. (The large *Dicrostonyx* living on some Aleutian Islands [Umnak] are in an unusually grassy northern environment.)

The Vegetational Component

Although competition from related species or other taxa is very important in regulating microtine tooth complexity, there is another factor that cannot be ignored. This is the simple direct relationship to the vegetation. If for some historical reason a species existing without competition from outside subsists on a plant species or series of species that have become only a minor part of the local vegetation and there are other edible but quite different plants predominating, it is reasonable to assume that individuals who can utilize these abundant plants will be able to make a greater genetic contribution of future generations. That is, the species will adapt to the new vegetation.

The best examples of this phenomenon again come from insular situations.. I mentioned earlier how *M. gregalis*, when isolated on St. Matthew during the last glaciation, away from any other microtine, changed its teeth, as well as other characters for that matter, to such a degree that it has been considered a completely different species (Rausch and Rausch, 1968). *M. guatamalensis* and *M. umbrosus* exist in ..ecological

islands" on isolated mountain peaks and are quite different than related species who share their habitats with other taxa. *M. breweri* and *M. nesophilus* are insular species and have simpler tooth crown patterns than their „parent" species, *M. pennsylvanicus,* on the mainland that shares its habitat with *Clethrionomys.*

There is inferential evidence that the selection pressures exerted by the vegetational patterns differ between areas even with the same microtine community. There is a general cline in England from north to south in tooth complexity in both *Microtus* and *Clethrionomys.* The races on the island of Mull, which also has both *Microtus* and *Clethrionomys,* tend to have simpler teeth than the other islands that have either *Microtus* or *Clethrionomys.*

Corbet (1963) studied two populations of *Clethrionomys glareolus* in two different adjacent habitats and found that the two differed greatly in tooth complexity. The one with the simplest tooth crowns lived in an older conifer, beech, and sycamore planting while the adjacent population (less than a quarter of a mile away) had very complex teeth and lived in a new planting recently dominated by young shrubby vegetation. Unless one wishes to invoke „genetic drift" it seems likely that the dental differences are a product of the differences between the vegetational substrates.

Selection Pressures and Tooth Variation

From an evolutionary viewpoint, one of the most interesting characteristics of microtine teeth is the pattern of dental variation within populations. Although the molar row is a highly organized and an integrated complex series of opposed slicing blades, some teeth (and parts of teeth) exhibit almost no intrapopulational variation while other teeth (and tooth parts) are extremely variable. I discussed, in an earlier study (Guthrie, 1965), the definite pattern of these differences in amount of variation. The teeth and tooth parts which have evolved most rapidly are the most variable, while those teeth, and parts of teeth, which have remained much the same for a long period of time exhibit the least variation. This finding contradicts the usual assumption that rapidly evolving characters are not prone to show much intrapopulational variation.

When the above two pieces of information (the pattern of the dental evolution as seen from the fossil record and the pattern of morphological variation of individual teeth and tooth parts within modern populations) are placed with the ecological and zoogeographical information about modern species (competitive exclusion, clines in tooth complexity, habitat preferences, and intracommunity relationships), it precipitates a more satisfying picture of microtine tooth variation than one can get by looking at the three different aspects separately.

There are at least three main things about microtine tooth variations that have to be explained: 1. the pattern of tooth evolution (why some teeth and tooth parts should evolve differently than other adjacent ones); 2. the pattern of intrapopulational variation (why some teeth and tooth parts should be much more variable than neighboring teeth); and 3. the pattern of interpopulational difference (why the populations in some situations have different types and amounts of variation than other populations of the same species). Each of the three approaches can contribute to an understanding of the other two.

We have seen that community competition--that is, between species and genera, and to some extent with other non-microtines--can influence the directional and stabilizing selection pressures acting on the teeth. If a species is without competition, it tends to move towards an optimum where it takes advantage of the major vegetation type. Also, it tends to utilize a wide range of available vegetational types, since no competition exists; thus, the microtine population is more variable. In situations where the

stabilizing pressures are more intense, intrapopulational variation is less (as in the case of one species living in a complex community where the outer range of possible habitat and food shared with a number of different species). The nature of this competition has also influenced the orientation of the directional selection; since one end of the continuum of food types was already occupied, radiation could go only in the other direction.

The different evolutionary rates in different parts of the tooth row are to some degree related to the different patterns of intrapopulational variation. With the first forms of the characteristic microtine molar loop followed by alternating triangles, the future range of variational possibilities was determined. A relaxed stabilizing selection pressure would be bound to result in an increase in variation at the end farthest from the loop, since the addition or deletion of enamel convolution is physically more difficult at that end. The variational gradient both within and between teeth is thus directed toward the anterior in the lowers and toward the posterior in the uppers (Guthrie, 1965). Once the differences, even though slight, in variation have been established, and are heritable, there would be a greater likelihood that directional selection would produce a change in the more variable areas first. Consequently, increases in tooth complexity have occurred in M_1 and M^3 most commonly. When changes do occur in the other teeth, it is on the posterior parts of the uppers and the anterior parts of the lowers. Each species has this general pattern of variation. Differences in jaw mechanics must also play some role. The decline in complexity of the *Microtus* M_3 (Guthrie and Matthews, unpublished manuscript) can probably be explained by the posterior restriction (and isolation from the other two molars) from the unusual position of the incisor root in this genus.

The dental morphology is directly tied up with the demands of the diet; thus, teeth seem to be a sensitive indicator of significant dietary shifts. Not only is the mean dental complexity of a species an indicator of the nature of recent selection pressures, but the relative amount of variation should be, at least, an indicator of the recent intensity of stabilizing pressures (exerted by either the community or the vegetational composition).

The model (actually models) presented here to explain the intraspecific and interspecific differences rely on the variations being heritable. By examining pedigrees of *Clethrionomys* (Steven, 1953), and *Microtus agrestis* (Zimmerman, 1956), it has been concluded that the variations of M^3 are genetically controlled by an incomplete monofactoral element. Although mammalogists often refer to the molar variation as *simplex* or *complex* types, the variation spectrum is continuous. With this in mind, I ran a heritability experiment to see how much additive genetic variation existed. The tundra vole, *Microtus oeconomus*, was chosen because of the accessibility of a laboratory colony. This species is intermediate in the degree of dental complexity when compared to the various other species of *Microtus*. The original colony was started from wild animals from Fairbanks, Alaska. The heritability estimates for the dental measurements are given in Fig. 3. Unfortunately, the errors of the estimates are rather high--too high to come to any definitive conclusions about the comparative aspects--although some patterns do seem to exist. The more phenotypically variable areas (M_1 M^3) have lower heritability estimates. The general magnitudes seem to be lower than found in similar studies of teeth from other taxa (Bader, 1965; Leamy and Bader, 1968). This low variability may correspond to that found in nature or it may be a result of the uniqueness of the sample. The latter is more likely. The colony was kept by the Institute of Arctic Biology for studying several physiological parameters of response to cold stress. I used specimens that died naturally or were sacrificed in experiments. A son-sire regression was made, as this eliminates some variables that other techniques of heritability estimation do not (see Falconer, 1960, for a review of the procedures). At the start of the colony, detailed records of offspring were not kept, to the amount of inbreeding

cannot be estimated--but there assuredly has been a moderate amount. Because the mice were used for multiple purposes (subjected to stresses and administered medications) before I worked with them, the heritability estimates are probably lower than what one would find if these variables were eliminated.

Despite the high standard error and the possibility that the estimates are low, they do illustrate the existence of a heritable additive fraction of the observed variation.

Fortunately, we have just discovered (GUTHRIE and MATTHEWS, unpublished manuscript) a species that is doubtless the ancestor of *M. oeconomus* (or at least closely related to the ancestral form) in early-mid Pleistocene deposits on the Seward Peninsula in Alaska. This fossil species is closely related to *M. paroparins,* a common vole from deposits of Kansan age in the Great Plains (PAULSON, 1961). The presence of the fossil species allows us to look at the variability patterns with a direct knowledge of the parts that are the most phylogenetically stable and those that are the most labile in this particular line. The M_3 and M^3 show the greatest difference. The heritability estimate of stable areas is around the same magnitude as the heritability estimate of the rapidly changing areas. The high error of the estimate precludes any detailed analysis of this relationship.

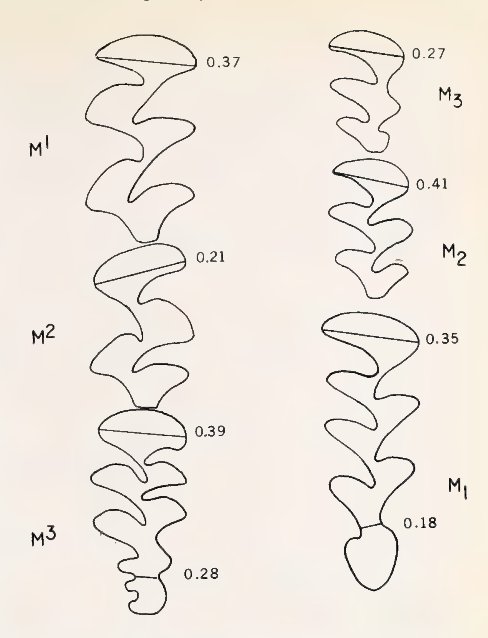


Fig. 3. Heritability estimates for several measurements the dental surfaces of *Microtus oeconomus* from Fairbanks, Alaska. Sireson regressions were used with a sample size of 50. Standard errors clustered around ± .25

The Stein–Zimmerman controversy

There have been a number of disagreements over specific explanations of patterns of microtine tooth variations, but the one most publicized has been the problem of the north-south cline in the M^3 of *Microtus arvalis.* STEIN (1931) originally established the geographical features of the M^3 variations. He found that the northern forms had a much higher incidence of what was called the *simplex* form (only three inner foldings or salient angles) than those subspecies in the south. ZIMMERMAN (1935) later confirmed this cline in a study using larger collections and more samples.

ZIMMERMAN in a later study (1953) showed that a component of the molar variation in *Microtus arvalis* was genetic. He proposed that the cline represented an accumulation of a recessive on the periphery of the species' range, and questioned the idea that either the *simplex* or the *complex* has any selective advantage. Moreover, he regarded the phenomenon as an intermediate stage in the simplification of microtine dentition. Here, he was following HINTON's early misinterpretation of the trends found from microtine fossil record. Later evidence from the fossil record has shown that the overall pattern is an increase, rather than a decrease, in complexity. (This fact is not critical to ZIMMERMANNS explanation since it only changes the direction of the evolution.)

In a later work STEIN (1958) proposed his balanced polymorphism theory to

explain the cline in the variation of M^3. He argued that the *simplex* M^3 has a selective advantage in a poor environment and since the climate in Eurasia is more favorable in the *simplex* is least abundant there and most abundant in the north. He supports his idea with samples of *Microtus arvalis* from quite different ecological situations. Those populations in woodlands (STEINS category of poor *Microtus* habitat) have a significantly higher percentage of *simplex* tooth than nearby populations in meadow grassland.

In ZIMMERMANS (1958) rejoinder to STEINS theory he argued that there are a number of places where the populations of *Microtus arvalis* have predominantly *simplex* M^3's, yet the conditions that they live under could not be thought of as being poor. His other criticism of STEINS idea was based on the lack of increase of *simplex* M^3's under poor conditions (a high winter-kill). ZIMMERMAN went on to explain the higher occurrence of the *simplex* tooth form in woodlands by contending that a greater degree of inbreeding occurs there.

According to the theory of forces regulating microtine tooth complexity that I have presented in this study, there would be two possible explanations for the *Microtus arvalis* molar cline: (1) the demands of the food itself, and (2) intracommunity pressures, that is, the difference in competition between distantly related forms (genera) or between closely related forms (species).

The weak points of the first explanation, that it is simply a selection by the food for *simplex* teeth in the north and *complex* teeth in the south, have been pointed out by ZIMMERMAN. One might expect that the frequency of complex teeth might increase as the general distribution of a species of *Microtus* is traced from woodland to grassland. (The east-west complexity gradient of *M. pennsylvanicus* [SEMKEN, 1966] accompanying the gradient of woodland-grassland might be explained in this way). However, there seems to be not obvious vegetational gradient of this nature which accompanies the cline in the southern decrease in the frequency of *simplex* M^3 in *Microtus arvalis*. STEINS theory may be valid for the differences in M^3 pattern found in different local environments. Perhaps one reason the areas with high overhead cover are the primary habitat of *Clethrionomys* is that not only does it have cover, but this is the area the fruiting plant parts, which it prefers, are relatively more common. Therefore, one can see that among the individuals of *Microtus* which invade the woodlands, those with simpler teeth (which are better for crushing than grinding) will fare the best, whereas in the meadows the reverse would be true. Significantly, there also seems to be a cline in tooth complexity of *Clethrionomys glareolus* with the frequency of the *simplex* also decreasing toward southern Europe.

The findings by REICHSTEIN and REISE (1965) also suggest that there may be some general vegetational factor since another species of *Microtus (M. agrestis)* has some dental variations that are simpler in northwestern Germany and Denmark, the very areas where *M. arvalis* are found with simple tooth patterns.

The second alternative is to propose that the cline in tooth complexity is due to competition with other genera. Throughout the distribution of *Microtus arvalis,* the most likely candidate would be *Clethrionomys*. There are three main species involved. *Clethrionomys glareolus* is the most dominant member within the distribution of *Microtus arvalis;* however, if this species of *Clethrionomys* competed differently in the north than in the south one would expect a compelmentary reversed cline in the tooth complexity of it. No evidence has as yet been presented that this pattern does exist. In actuality the cline, if any exists it is quite ragged, in *Clethrionomys glareolus,* runs the same direction that it does in *Microtus arvalis.*

The other two species, *Clethrionomys rutilus* and *Clethrionomys rufocanus,* do overlap with *M. arvalis* somewhat in western Asia and eastern Europe (OGNEV, 1950), in precisely those areas where the frequency of *simplex* is the highest. However, this

does not account for cline in tooth complexity in the other parts of the distribution of *Microtus arvalis*. For example, in western Europe the *simplex* form reaches 90% without either *Clethrionomys rutilus* or *Clethrionomys rufocanus* being present. So it looks as if intergeneric competition cannot as yet be used as a complete explanation of the *Microtus arvalis* tooth cline; although, it may be one of the contributing factors.

In western Europe the higher frequency of *simplex* toward the north might be explained by increasing competition with a northern species with more complex teeth. But, as I mentioned earlier, *M. agrestis* seems to also have simpler teeth in somewhat the same area as *M. arvalis*.

Obviously, a lot more ecological information will be needed before any decisive analysis can be made, but these hypotheses, based on factors regulating dental complexity in other situations, may prove to be fruitful avenues of investigation.

Some implications of microtine tooth variations to general evolutionary theory

The variation patterns found among modern and fossil microtines do not upset any current evolutionary concepts; they do, however, clarify some features. The overall microtine radiation pattern is what evolutionists have referred to as grade evolution, where new forms continue to originate in a directional "progression". These sequence of grades can take place at any taxonomic level. In microtines it is primarily a generic grade. Since the cricetines already occupied the fruit-seed-eating niches, the mircotine radiation involved the acquisition of an adaptive complex which allowed them to exploit other portions of plants. As long as the other niches are occupied, the only radiation route available was to increase tooth complexity. Microtine grade evolution is probably not a progression of successive jumps into pre-established quantum categories, but a diversification that is forced to have an orientation because competition excludes all possible routes except one, or at least has an unidirectional orientation. The directional component of many other radiations of this nature also seems to be chiefly controlled by intercommunity competition, where further exploitation can only occur away from the baseline (successive niche displacement). As each new specialization materializes, the „ante" is increased so that new exploitation must move even farther. Rather than thinking of directional trends affecting one isolated line through time, it is probably closer to reality to think of the community diversifying unidirectionally.

Another contribution of mircotine studies to evolutionary thought concerns the relation of variation and niche width. As others have found, pressures from *stabilizing* selection seem to be the main factor regulating intrapopulational variation. From our comparisons of insular populations of one species to the same species on the mainland in a much more heterogeneous community, we can conclude that community pressures keep a species from broadening its utilization of the entire potential food source, with the consequence that success of the morphological (and presumably physiological and behavioral) varients able to operate in the perimeter of the potential is poor. Without these pressures (on an island, say) the population tends to move toward the mean best able to utilize the most common food source. When a population is taken out of the original community context this usually results in reversing down the scale (with the possible exception of those members that have been forced to hug the baseline in a complex community).

Within the framework of the "grade" model, it is easy to see how the successive stacking of species diversity through competition from above results in a niche compression all down along the line (Fig. 4). The earliest types that once occupied a broad

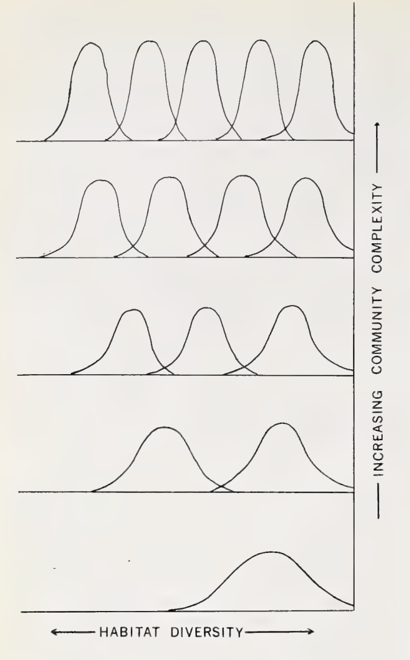


Fig. 4. Diagram of the "stacking phenomenon", the theoretical effect of increasing community complexity on species variations, and the partitionig of the available habitat

habitat range are now pushed into a very specialized existence or have become extinct. I mentioned earlier in the paper how the earlier types in a grade pattern now exist only in quite specialized areas or niches (e. g., Pottos and lorises among the primates, and microtines with rooted molars).

The selection feedback from other populations in the community throws some light on ideas of inter-group selection. The direction of possible evolution of one group is certainly influenced by the others. If one group becomes extinct, the others are directly affected. However, this technically is not group selection, since the actual mechanics of the original changes and the subtle shift and balances that continue to take place are products of selection at the individual level.

The mechanics of the regulation of microtine dental variability and complexity can be accounted for simply by Darwinian selection (selection within the population). In a complex community of many species the individuals who, because of dental morphology or some other features, were in greater competition with other species than were other members of their own species, would be expected to leave fewer offspring to the next generation, all else being equal.

Summary

This is an attempt to investigate the more theoretical aspects of a recent radiation and to assess the relationships between the community influences and the strict physical adaptations to diet.

Like that of the mammoths, the microtine radiation occurred rather late, much later apparently than the origin of the general habitat which they now occupy. I have proposed that the phylogenetic distance was an important factor in the evolutionary lag. Because of this late blossoming of their radiation, microtines have had one of the most rapid evolutionary rates among mammals.

A new model is presented to account for the evolution and regulation of microtine tooth complexity. The interpopulational variation, the intrapopulational variation, and the nature of microtine dental patterns seem to be determined mainly by the existing community structure of microtine species or related (phylogenetically or ecologically) forms. The direction of the microtine radition was a product of only one broad dietary avenue being available for exploitation. Thus, the history of microtine communities builds in complexity from a baseline of fruit-seed eating toward the coarser plant parts. Decreasing the complexity of a microtine community by either artificial or natural means (islands) causes the remaining species so shift their variation toward the average morphology of the missing species. I have generalized this whole phenomenon by suggesting that a major factor in the orientation of many evolutionary trends, which persist for a long period of time in a radiation, may be a product of the community structure as well as exploitation of a new resource.

Zusammenfassung

Folgendes Denkmodell zur Erklärung der Evolution und Regulation der Komplexizität der Microtinen-Molaren wird vorgetragen: die rasche Evolution der Molarenstruktur der Wühlmäuse steht in einem engen Zusammenhang mit der Erschließung neuer Nahrungsquellen: an die Stelle der Ernährung durch Früchte und Samen trat die Ernährung durch vegetative Pflanzenteile. Die Vielgestaltigkeit des Zahnschlingenmusters — die Variabilität innerhalb und zwischen den Populationen — wird gedeutet als Folge interspezifischer und intergenerischer Konkurrenz, wobei der Nahrung selbst auch ein unmittelbarer Einfluß zugeschrieben wird.

Acknowledgements

I am indebted to John Matthews and Charlotte Hok who assisted both in the field and in processing the data for other studies of microtines from which I was able to make the more general observations outlined in the present article. I also wish to thank Dr. Fredrick Szalay, Hunter College, New York, N. Y., and Dr. Robert L. Rausch of the Institute of Arctic Health, College, Alaska, for reviewing the manuscript. The study was done under the sponsorship of the National Science Foundation, GB-3355.

Literature

Bader, R. S. (1965): Heritability of dental characters in the house mouse. Evol. **19,** 378—384.

Bee, J. W., and Hall, E. R. (1956): Mammals of northern Alaska on the arctic slope. Univ. of Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ. 8. 309 p.

Cameron, A. W. (1964): Competitive exclusion between rodent general *Microtus* and *Clethrionomys*. Evol. **18,** 630—634.

Chitty, D., and Phipps, E. (1966): Seasonal changes in survival in mixed populations of two species of vole. J. Anim. Ecol. **35,** 313—331.

Corbet, G. B. (1963): An isolated population of bank vole *Clethrionomys glareolus* with aberrant dental pattern. Proc. Zool. Soc. London **140,** 315—319.

— (1964): Regional variation in the bank vole *Clethrionomys glareolus* in the British Isles. Proc. Zool. Soc. London **141,** 191—219.

— (1966): The terrestrial mammals of western Europe. G. T. Foulis, London. 264 p.

Falconer, D. S. (1960): Introduction to quantitive genetics. Ronald Press, New York. 365 p.

Findley, J. S. (1954): Competition as a possible limiting factor in the distribution of *Microtus*. Ecol. **35,** 418—420.

Foster, J. B. (1963): The evolution of the native land mammals on the Queen Charlotte Islands an the problems of insulanity. Ph. D. thesis. Univ. of British Columbia, Vancouver.

Grant, P. R. (1965): The adaptive significance of some size trends in island birds. Evol. **19,** 355—367.

Guthrie, R. D. (1965): Variability in characters undergoing rapid evolution, an analysis of *Microtus* molars. Evol. **19,** 214—233.

— (1969): Paleoecology of a late Pleistocene small mammal community from interior Alaska. Arctic **21,** 223—244.

Guthrie, R. D., and Matthews, J. V. (Unpublished manuscript): First early Pleistocene mammalian fauna form the Arctic.

Hibbard, C. W. (1959): Late Cenozoic microtine rodents from Wyoming and Idaho. Pap. Mich. Acad. Sci., Arts, and Letters **44,** 3—40.

— (1964): A contribution to the Saw Rock Canyon local fauna of Kansas. Pap. Mich. Acad. Sci., Arts, and Letters **49,** 115—127.

Hibbard, C. W., and Zakrzewski, R. J. (1967): Phyletic trends in the late Cenozoic microtine *Ophiomys* gen NOV., from Idaho. Contr.Mus. Paleo., Univ. Michigan **21,** 255—271.

Hinton, M. A. C. (1926): Monographs of the voles and lemmings (microtine) living and extinct. British Mus. Nat. Hist., London. 488 p.

Hopkins, D. M. (1959): Cenozoic history of the Bering Land Bridge. Science **129,** 1519—1528.

Koplin, J. R., and Hoffman, R. S. (1968): Habitat overlap and competitive exclusion in voles *(Microtus)*. Amer. Midl. Nat. **80,** 494—507.

Kowalski, K. (1966): The stratigraphic importance of rodents in the studies on the European Quaternary. Folia Quaternania Nr. 22. 16 p.

Kurtén, B. (1960): Chronology and faunal evolutions of the earlier European glaciations. Societas Scientiarum Fenica Commentationes Biologica **21,** 1—62.

LEAMY, L. J., and BADER, R. S. (1968): Components of variance of odontometric traits in a wild-derived population of *Peromyscus leucopus*. Evol. **22**, 826—834.

OGNEV, S. I. (1950): Mammals of the USSR and adjacent countries. Vol. 7, Rodents, Israel Program for Scientific Translations, Ltd., Jerusalem, 1964. 626 p.

PAULSON, R. G. (1961): The mammals of the Cudahy fauna. Pap. Mich. Acad. Sci., Arts, and Letters **46**, 127—153.

PITELKA, F. A. (1957): Some characteristics of microtine cycles in the Arctic, pp. 73—78, in: Arctic Biology; 18th Annual Biological Colloquium, Oregon State College, Corvallis.

PRUITT, W. O. Jr. (1966): Ecology of the terrestrial mammals. pp. 355—362, in: Environment of the Cape Thompson Region, Alaska; by N. J. Wilimowski (ed.), N. J. Wolfe (assoc. ed.), U. S. Atomic Energy Commission, Oak Ridge.

RAUSCH, R. L. (1951): Notes on the Nunamiut Eskimos and mammals of the Anaktuvuk Pass region, Brooks Range, Alaska. Arctic **4**, 147—195.

RAUSCH, R. L., and RAUSCH, V. R. (1968): On the biology and systematic position of *Microtus abbreviatus* Miller, a vole endemic to the St. Matthew Islands, Bering Sea. Z. Säugetierkunde **33**, 65—99.

REICHSTEIN, H., and REISE, D. (1965): Zur Variabilität des Molaren-Schmelzschlingenmusters der Erdmaus *Microtus agrestis* Z. Z. Säugetierkunde **30**, 36—47.

SELANDER, R. K. (1966): Sexual dimorphism and differential niche utilizations in birds. Condor **68**, 113—151.

SEMKEN, H. A. (1966): Stratigraphy and paleontology of the McPherson Equus beds (Sandahl local fauna), McPherson County, Kansas. Contr. Mus. Paleo., Univ. Michigan **20**, 121—178.

STEIN, G. H. W. (1931): Beiträge zur Kenntnis einiger mitteleuop. Säuger. Mitt. Zool. Mus. Berlin **17**, 27—34.

— (1958): Über den Selektionswert der simplex-Zahnform bei der Feldmaus *Microtus arvalis* (Pallus). Zool. J. Syst. **86**, 27—34.

STEVEN, D. M. (1953): Recent evolution in the genus *Clethrionomys*. Symp. Soc. Exp. Biol. **7**, 310—319.

VAN VALEN, L. (1965): Morphological variation and width of ecological niche. Amer. Nat. **99**, 377—390.

WILSON, E. O. (1956): Character displacement and species criteria. Proc. 10th Inter. Congr. Entom. **1**, 125—128.

ZIMMERMAN, E. G. (1965): A comparison of habitat and food of two species of *Microtus*. J. Mammal. **46**, 605—611.

ZIMMERMANN, K. (1935): Zur Rassenanalyse der mitteleuropäischen Feldmaus. Arch. Naturgesch. N. F. **4**.

— (1953): Die simplex-Zahnform der Feldmaus *Microtus arvalis* (Pallus). Verh. Dtsch. Zool. Ges. Freiburg, 1952, 492—498.

— (1956): Zur Evolution der Molar-Strukur der Erdmaus, *Microtus argestis* (L.). Zool. Jb. Syst. **84**, 269—274.

— (1958): Selektionswert der simplex-Zahnform bei der Feldmaus. (Eine Entgegnung). Zool. Jb. Syst. **86**, 35—40.

Authors address: R. D. GUTHRIE, Associate Professor, University of Alaska College, Alaska 99701

Some Remarks on a Mass Stranding of Sperm Whales, *Physeter macrocephalus* Linnaeus, 1758, near Gisborne, New Zealand, on March 18, 1970

By Frank D. Robson and P. J. H. van Bree

Eingang des Ms. 12. 8. 1970

Residents of the area, for almost 50 years, have never known a mass stranding on the Okitu Beach (at the foot of the Wainui Hill on State Highway Nr. 35) three miles east of Gisborne, nor have they witnessed an electric storm so violent as that which occurred just prior to the stranding of the first Sperm Whale, a few minutes before 5 a. m. on 18th March 1970. The centre of the storm was located two or three miles seaward of the stranding area and started at 2.30 a. m., continuing until 4.30 a. m.. The flashes were so vivid that the sea and headland were visible for periods of up to 15 minutes duration.

The first animal to strand was the largest bull, which charged towards the beach at a great speed, skidding along the sand as buoyancy was lost. The remainder of the herd were milling around and swimming back and forth about 400 yards (about 365 meter) off-shore. Some ten minutes elapsed before a group of seven animals followed the example of the bull and charged the beach 500 yards to the north of the first one. This group consisted of two fairly large bulls and 5 large cows, one very heavy in calf. The stranding continued on a pattern of a few animals every few minutes, but each group to the north of the preceeding one until at 6.35 a. m. the last of the herd charged the beach over a semi-submerged reef, three quarters of a mile north of the first Sperm Whale stranded. This last group consisted of 22 animals, including a cow and newly born calf (8'1" long), 2 cows heavy in calf, another cow with a 15 ft. calf and also a large bull.

The last stranded Sperm Whales were packed so tightly together that walking among them proved a problem. The reason for the south to north stranding has not yet been solved, as the sea bed at this point gives no indication why this should occur. In all, the herd consisted of 13 males and 46 females (including calves). Two animals were under 20 feet, 15 from 20 to 30 feet, 38 from 30 to 40 feet and 4 animals over 40 feet (see fig. 3 and table). The smallest animal was 8 ft. 1" and the largest one 41 ft. 9". The greatest girth of this last animal was 23 ft. 4".

Best (1969), after study of 858 pairs of testes, comes to the conclusion that puberty in the male Sperm Whale occurs at a body length of 39 to 40 feet (11.89 to 12.19 m) but that sexual maturity is only attained at 45 to 46 feet (13.72 to 14.02 m). This author, by combining the results of the studies by Nishiwaki, Hibiya and Ohsumi (1958), Ohsumi (1966) and his own data, supposes that about 50 per cent of male Sperm Whales have left the female herds at an age of about 18 years and at a length of just under 40 feet (12.19 m). If we accept the conclusions of Best, it seems that in the mass stranding of Sperm Whales near Gisborne only juvenile and maturing males were present and no fullgrown bulls.

For female Sperm Whales, Best (1968) has found that the first sexually mature ones have a length of 27 feet (8.23 m) and that 100 per cent of the females are sexually mature at a length of 33 feet (10.06 m). By using the data of Best (1968,

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 55—60

Individual length and sex of 59 Sperm Whales stranded near Gisborne, New Zealand, 18th March 1970

The specimens marked with an asterisk (*) without erupted teeth

Females			Females			Males		
No.			No.			No.		
1*	15 ft 4"	467.36 cm	24	33 ft 6"	1021.08 cm	1*	8 ft 1"	246.38 cm
2*	21 ft 5"	657.28 cm	25	34 ft 2"	1041.40 cm	2*	24 ft 5"	744.22 cm
3*	23 ft 3"	708.66 cm	26	34 ft 9"	1059.18 cm	3*	26 ft 3"	800.10 cm
4*	25 ft 2"	767.08 cm	27	35 ft	1066.80 cm	4*	26 ft 10"	817.88 cm
5*	25 ft 5"	774.70 cm	28	35 ft 4"	1076.96 cm	5*	27 ft 2"	828.04 cm
6*	27 ft 1"	825.50 cm	29	35 ft 5"	1079.50 cm	6*	32 ft 8"	995.68 cm
7*	27 ft 4"	833.12 cm	30	35 ft 5"	1079.50 cm	7*	35 ft 3"	1074.42 cm
8*	28 ft 3"	861.06 cm	31	36 ft	1097.28 cm	8	36 ft 10"	1122.68 cm
9*	28 ft 5"	866.14 cm	32	36 ft 4"	1107.44 cm	9	36 ft 8"	1117.60 cm
10	28 ft 10"	878.84 cm	33	36 ft 5"	1109.98 cm	10	36 ft 9"	1120.14 cm
11	29 ft 4"	894.08 cm	34	36 ft 7"	1115.06 cm	11	37 ft 5"	1140.46 cm
12*	31 ft 1"	947.42 cm	35	36 ft 8"	1117.60 cm	12	39 ft 4"	1198.88 cm
13	31 ft 4"	955.04 cm	36	36 ft 9"	1120.14 cm	13	40 ft 5"	1231.90 cm
14	31 ft 5"	957.58 cm	37	36 ft 10"	1122.68 cm			
15	31 ft 5"	957.58 cm	38	37 ft 3"	1135.38 cm			
16	32 ft 1"	977.90 cm	39	37 ft	1127.76 cm			
17	32 ft 3"	982.98 cm	40	37 ft 9"	1150.62 cm			
18	32 ft 4"	985.52 cm	41	39 ft	1188.72 cm			
19	32 ft 4"	985.52 cm	42	39 ft 3"	1196.34 cm			
20	32 ft 4"	985.52 cm	43	39 ft 5"	1201.42 cm			
21	32 ft 8"	995.68 cm	44	40 ft	1219.20 cm			
22	32 ft 9"	998.22 cm	45	40 ft 4"	1229.36 cm			
23	33 ft	1005.84 cm	46	41 ft 9"	1272.54 cm			

table I) we can estimate the numbers and percentages of sexually immature and mature female Sperm Whales in the Gisborne herd. We then obtain: 10 sexually immature specimens (21.7 %) and 36 sexually mature ones (78.3 %). If we add the males we come to the conclusion the whole herd contained 23 juvenile specimens (39 %) and 36 sexually mature animals (61 %).

Although for lack of time no detailed counts could be made, in general the males displayed a mean of 50 mandibular teeth and the females 34 teeth, although, especially in the case of the females, more teeth could have been concealed by the gums. Irrespective of sex, no animal under 25 feet in length showed any teeth, although buds were present even in the youngest calf. The topmost skin covering these buds was very soft and could easily be brushed off by moderate pressure of a finger. In fig. 3 the Sperm Whales without visible mandibular teeth are indicated. Our data on the eruption of teeth and body length are in accordance with those published by Clarke, Aguayo and Paliza (1968). These authors, after counting the teeth in postnatal Sperm Whales (1,277 males and 947 females) from Chile and Perú, come to the conclusion that the functional teeth in the lower jaw begin to erupt when males are between 6.8 and 8.6 m long (22 and 28 ft.) and females are between 7.5 and 9.5 m (25 and 31 ft.), and that the mean body length at which they erupt is almost the same in both sexes, being 7.9 m (26 ft.) for males and 8.2 m (27 ft.) for females. In the Gisborne animals the largest teeth protruded $1^{1}/_{8}$" (54 mm) above the gums and at the gum level were $3^{3}/_{4}$" (95 mm) in circumference.

One Sperm Whale only, a very old female, showed any sign of disease, which resembled a severe kind of eczema; the skin around the eyes, mouth, vent and mam-



Fig. 1. Ten Sperm Whales, still alive two hours after their stranding. Photo published by kind permission of the Gisborne Herald



Fig. 2. Some of the Sperm Whales of the mass stranding near Gisborne after being pushed above the high water line. Photo published by kind permission of the Gisborne Herald

mary slits showed the worst signs of infection. The condition of this animal was very poor and gave the impression that it would not survive very long. All the remainder were in excellent health. With the exception of three animals, which had scraped along the reef in their mad rush to the shore, none, showed any sign of recent injury. One specimen had at some time lost 18" (45.7 cm) off a tail fluke and another 9" (22.8 cm) off a flipper, but these injuries had healed perfectly and the skin had rejuvenated to the same lustre as that on the entire animal.

As there was no possible chance of getting these Sperm Whales back to sea (even supposing they would stay in the water and would not strand again), they were, at the request of the Marine Department, put out of their misery; this being done by lancing and severing the jugular vein. The Ministry of Works then buried them in a mass grave in the sand dunes above high water mark. For the sake of the inhabitants (the stranding took place about three miles from Gisborne) the Sperm Whales were disposed off as quick as possible and so there was no time to study them at leisure, although this would have been most useful.

Gilmore (1959) and Dudok van Heel (1962) have tried to find an explanation for the occurrence of mass strandings in Cetacea. According to them three factors (acting alone or in combination) may cause mass strandings. They are:

1. Through failure to receive due warning or by misleading information from their sonar system.

2. A sensitive nervous system which may cause panic and a blind response to the misleading sonar information.

3. Non adaptation to shallow water and a strong social cohesion may add to the results of bringing disaster to groups of individuals of pelagic species of whales.

The present authors accept the mentioned theory. However, they believe it useful to underline that also external influences may act on the second factor. They come to this conclusion after studying the last three mass strandings of whales on the "Hawke's Bay — Poverty Bay" coast of New Zealand (southeastern part of North Island). The first one was of 97 Pilot Whales *(Globicephala melaena)* at Opoutama on 3-IV-1966, the second stranding was of 7 False Killer Whales *(Pseudorca crassidens)* and 3 Pygmy Sperm Whales *(Kogia breviceps)* at Mahia Beach on 9-VI-1969 and the third one the mass stranding of Sperm Whales discussed here. These three mass strandings were all preceeded by violent electric storms and/or very sudden meteorological changes. We believe that especially electric storms may have a noxious influence on the nervous system in general and on the sonar system in particular with as a result panic and — due to strong social cohesion — mass stranding. Although much less evident, it seems that also other unusual natural phenomena may lead to mass strandings. For instance, if one reads the eye-witness accounts of the mass stranding of 38 Pilot Whales near St. Annaland in the Netherlands' province of Zeeland on 9-IV-1825, one gets the impression that just prior to the stranding a light sea-quake took place.

The stranding of Sperm Whales before 1938 are reviewed in detail by Boschma (1938). The mass strandings are enumerated by Gilmore (1959) and by Dudok van Heel (1962); for New Zealand, Gaskin (1968) gives a long list of strandings of



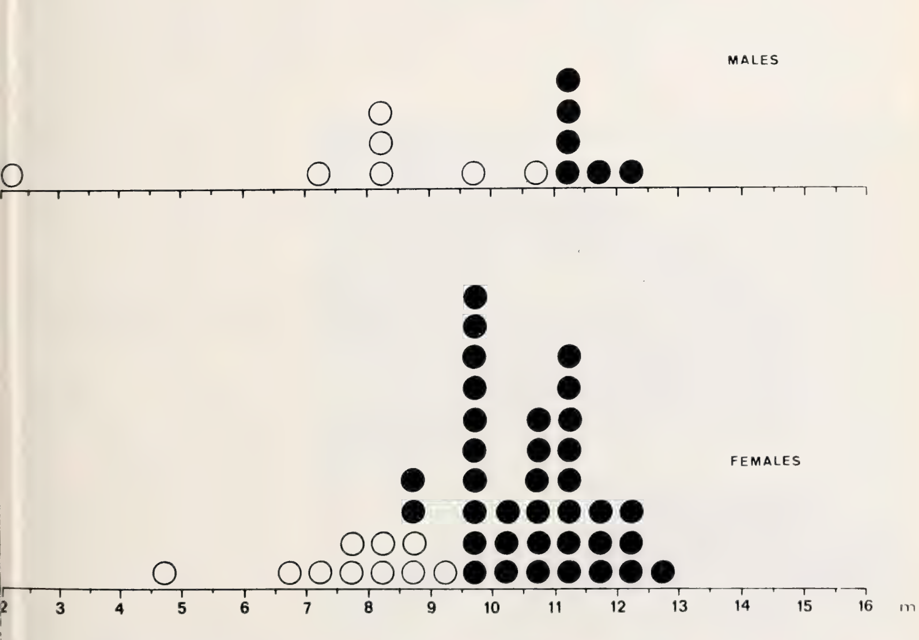


Fig. 3. Length distribution (in length classes of 0.5 m) of 59 Sperm Whales from a mass stranding near Gisborne on March 18, 1970

Sperm Whales. Of particular interest is the mass stranding in that country near Muriwai on July 4, 1958 of 13 females from 16 to 39 feet long. Gilmore (loc. cit.) divides the mass strandings of Sperm Whales into harem herds of mixed sexes and ages, and male herds. The Gisborne stranding is to be considered a stranding of a harem herd, like the ones at the mouth of the river Elbe, Germany (3—XII—1723), near Audierne in Brittany (13/14—III—1784), near Kaipara, New Zealand (1895), near Dargaville, New Zealand (11—III—1918) and the stranding already mentioned near Muriwai (4—VII—1958). Whether the mass stranding of 10 Sperm Whales at Mervey Beach, Australia (X—1968) also belongs to this category is not known to us by lack of particulars.

Summary

Notes are published on a mass stranding of Sperm Whales near Gisborne, New Zealand, on 18—III—1970 and data on the sex and size distribution of the animals are given. The stranding was one of a harem herd without a fullgrown bull.

Zusammenfassung

Einzelheiten über eine Massenstrandung von Pottwalen in der Nähe von Gisborne, Neu Seeland, am 18. 3. 1970 werden mitgeteilt, weiterhin Daten über das Geschlechtsverhältnis und über die Körpergröße. Die Massenstrandung war die einer Haremsherde ohne einen voll ausgewachsenen Bullen.

Literature

Best, P. B. (1968): The Sperm Whale *(Physeter catodon)* off the West coast of South Africa 2. Reproduction in the female — Investl. Rep. Div. Sea Fish. S. Afr. **66,** 1—32.

Best, P. B. 1(969): The Sperm Whale *(Physeter catodon)* off the West coast of South Africa 3. Reproduction in the male — Investl. Rep. Div. Sea Fish. S. Afr. **72,** 1—20.

Boschma, H. (1938): On the teeth and some other particulars of the Sperm Whale *Physeter macrocephalus* L.) — Temminckia **3,** 151—278.

Clarke, R., Aguayo, A. L., and Paliza, O. (1968): Sperm Whales of the Southeast Pacific — Hvalrådets skrifter **51,** 5—80.

Dudok van Heel, W. H. (1962): Sound and Cetacea — Netherlands J. Sea Res. **1** (4), 407 bis 508.

Gaskin, D. E. (1968)): The New Zealand Cetacea — Fish. Res. Bull. **1** (n. s.), 1—92.

Gilmore, R. M. (1959): On the mass strandings of Sperm Whales — Pac. Naturalist **1** (9/10), 9—16.

Nishiwaki, M., Hibiya, and Ohsumi, S. (1958): Age study of sperm whale based on reading of tooth laminations — Sc. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo **13,** 135—154.

Ohsumi, S. (1965): Reproduction of the sperm whale in the North-West Pacific — Sc. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo **19,** 1—35.

Addresses of the authors: Frank D. Robson, 56 Church Road, Taradale (Napier), New Zealand, and Drs. P. J. H. van Bree, Zoological Museum, University of Amsterdam, 53 Plantage Middenlaan, Amsterdam 1004, the Netherlands

Phocoena bei Cuxhaven gestrandet

Von Wolfgang Gewalt

Eingang des Ms. 15. 8. 1970

Obwohl der Kleine Tümmler, Schweinswal oder Braunfisch (Phocoena phocoena L.) die an unseren Küsten verbreitetste Cetaceenart ist und Zufallsfänge oder Strandungen sich daher nicht sonderlich selten ereignen, erhält der Biologe doch nicht allzu häufig Gelegenheit, ein solches Tier noch lebend in die Hand zu bekommen und Maße und Gewichte eines unversehrten Exemplars zu nehmen. Deshalb sei die folgende Mitteilung gestattet:

Durch die Cuxhavener Lokalpresse wurden wir im Zoo Duisburg am 13. 3. 1970 abends telefonisch davon unterrichtet, daß „ein junger Schweinswal" bei der Kugelbake gestrandet, von Kindern entdeckt, festgebunden und später in ein kleines Süßwasserbassin des Kurparks gesetzt worden sei; das Tier mache einen normalen Eindruck und schwimme in diesem Bassin ruhig umher. — Nachdem eine Rückfrage bei Herrn Dr. Schreiber von der Kurdirektion diese Angaben bestätigte und uns freistellte, zu versuchen, das Tier in unsere Pflege zu übernehmen, fuhr ich am nächsten Morgen mit Dr. Poley und unserem Delphintrainer R. Reimann nebst der nötigen Transportausrüstung nach Cuxhaven.

Wenn auch allein die Tatsache, daß der Kleintümmler überhaupt gestrandet *war* und sich hatte greifen lassen, mit großer Wahrscheinlichkeit vermuten ließ, daß bei diesem bereits ein innerer Defekt vorlag, und wenn ferner auch bekannt war, daß gerade Phocaena gegenüber den delphin- oder walüblichen Transportmethoden (s. Gewalt 1968, 1969, 1970) überaus empfindlich ist[1], sollte zumindest der *Versuch* unternommen werden, das Tier lebend einzuholen; in Cuxhaven wäre eine längere Haltung angesichts des Fehlens geeigneter, gefilterter Seewasserbecken ohnehin nicht möglich gewesen, während bei gelungenem Transport im Zoo Duisburg nicht nur das *Delphinarium,* sondern vor allem das gekühlte große Meerwasserbassin des derzeit nur mit zwei Weißwalen (Delphinapterus leucas Pall.) besetzten *Walariums* günstige Unterbringungsmöglichkeiten geboten hätten.

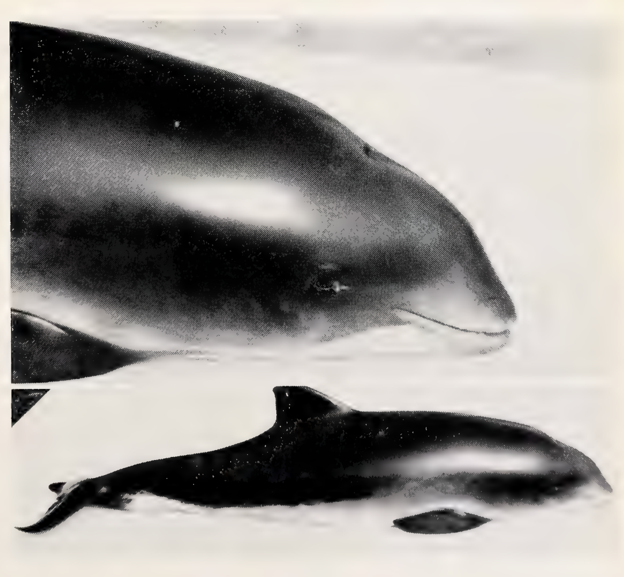


Abb. 1

Leider trafen wir das gutgenährte Tier bei unserer Ankunft bereits in moribundem Zustand an. Ohne Tauch- oder

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 61—63



Abb. 2

Schwimmbewegungen hielt es sich ruhig an der Oberfläche des flachen, nur ca. 4m² großen Freibassins; die Atmung war — unter Körperzittern — forciert, so daß wir vermuten, daß sich das Tier spätestens hier im Flachwasser bei dem herrschenden kalten Schneewetter eine schwere Pneumonie geholt habe. Nach einer Antibiotica- und Anti-Streß-Injektion wurde der Tümmler sofort verladen, wobei die wahrscheinlich durch die voraufgegangene Haltung in Süßwasser verstärkte Sekretabsonderung der Augen — beidseitig hing eine fast meterlange gallertige „Träne" herunter — auffiel. Das Tier erbrach anschließend Fischreste und verendete bereits, ehe wir Cuxhaven wieder verlassen hatten. Wie die am 17. 3. im Pathologischen Institut der Universität durch Privatdozent Dr. Blessing durchgeführte Sektion ergab, hatte eine Überlebenschance praktisch nicht mehr bestanden, denn durch eine schwere abscedierte vermicöse Pneumonie mit zahlreichen Wurmparasiten in Bronchien und Pulmonalarterien lag eine fast totale Ateminsuffizienz vor.

Das 30,5 kg schwere, junge Weibchen war oberseits von dunkler, schiefer-blaugrauer Farbe und hatte folgende Maße:

Länge: 132 cm (bzw. 137 cm über d. Rückenkrümmung gemessen)
Umfang an der stärksten Stelle: 81 cm
Körperbreite: 25 cm
Körperhöhe: 25 cm
Breite der Schwanzfluke: 31,5 cm
Basislänge der Rückenfinne: 20 cm
Höhe der Rückenfinne: 9 cm
Breite der Flipper: 8 cm
Länge der Flipper: 18 cm
Länge der Genitalfalte: 14,5 cm
Tiefe der Maulspalte: 11 cm
Abstand des Blasloches zur Kopfspitze: 18 cm
Abstand des Blasloches zur Rückenfinne (Vorderkante): 43 cm
Abstand des Auges zur Kopfspitze: 17 cm
Breite des Blasloches: 2,5 cm

[1] Phocoena scheint beim Herausnehmen aus dem Wasser für den „Trockentransport" in Hängematten oder Schaumgummihüllen eine Art Schock zu erleiden. Von 20 Kleintümmlern, die Dudok van Heel 1958 in dieser Weise von Dänemark nach Holland schaffen wollte, blieb nur eines (!) für die geplanten Versuche am Leben; fast alle übrigen gingen schon auf dem Transport ein (Slijper 1961). Als erfolgreicher erwies sich später der Gebrauch kleiner wassergefüllter „Badewannen", in denen die Tiere bis zur Rückenfinne benetzt sind, während der Kopf durch ein Kissen gestützt wird (Diskussionsbemerkg. von van Heel in: Norris 1966).

Literatur

GEWALT, W. (1968): Zur Behandlung von Delphinen *(Tursiops truncatus).* Verh. Ber. X. Int. Symp. Erkrkg. d. Zootiere in Salzburg. Berlin.
— (1969): Erste Duisburger Delphinerfahrungen an *Tursiops truncatus* Mont. Der Zoolog. Garten (NF) **36**, 6.
— (1970): Unsere Weißwal-Expedition 1969. *(Delphinapterus leucas* Pall.) Der Zool. Garten (NF) **38.**
HUSSON, A. M. (1968): Over de schrijfwijze van de wetenschappelijke namen van de Muskusrat, *Ondatra zibethicus* (L.), en van de Bruinvis, *Phocoena phocoena* (L.). Lutra **10**, 17—23 (English summary).
NORRIS, K. S. (1966): Whales, Dolphins and Porpoises. Berkeley.
SLIJPER, E. J. (1961): Riesen des Meeres. Berlin.

Anschrift des Verfassers: Dr. WOLFGANG GEWALT, Zoologischer Garten Duisburg

SCHRIFTENSCHAU

EPSTEIN, H.: **Fettschwanzschafe und Fettsteißschafe.** Die neue Brehm-Bücherei 417. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt 1970. 111 Abb.

Professor EPSTEIN ist ein ausgezeichneter Kenner von Haustierrassen aller Welt. Im vorliegenden Werk gibt er eine eindrucksvolle Schilderung über die Ausformungsmöglichkeiten von Hausschafen. Das Wissen über die Anatomie der so eigenartigen Fettschwanz- und Fettsteißschafe, über die Vererbung der kennzeichnenden Eigenarten, über die wahrscheinliche Entstehung des Typs — wahrscheinlich in Steppengebieten Asiens bereits vor 3000 v. Chr. —, die Bedeutung des Vlieses für die Teppichherstellung usw. ist prägnant geschildert. Die Vielfalt der Schläge in Europa, Asien und Afrika wird sorglich beschrieben und durch eindrucksvolle Bilder anschaulich gemacht.

W. HERRE, Kiel

SIEWING, R.: **Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere.** Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin 1969. 531 S., 1300 Abb. 58,– DM.

Im deutschsprachigen Schrifttum fehlt seit langem eine moderne Zusammenfassung der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere, liegt doch das Erscheinen des längst vergriffenen klassischen Lehrbuches von KORSCHELT und HEIDER bereits über 30 Jahre zurück. Diese Lücke wird nun durch das vorliegende Lehrbuch von SIEWING geschlossen, das zudem auch die Wirbeltiere mit einbezieht. Im Aufbau folgt das Werk dem Ablauf der Ontogenese (Furchung — Keimblätterbildung — Organdifferenzierung — Entwicklung der Keimzellen — Entwicklung der Körperform; Metamerie — Umwege in der ontogenetischen Entwicklung), wobei jeweils die einzelnen Entwicklungsphasen beispielhaft für bestimmte Tiere behandelt werden, so daß der Vergleich der Ontogenesen verschiedener Tiergruppen sehr erleichtert wird und Wiederholungen vermieden werden. Auf diese Weise wird zugleich die Mannigfaltigkeit in den Entwicklungsabläufen deutlich, das Allgemeingültige jedoch wird stets herausgearbeitet. Allerdings mußte dafür der Verzicht auf die Darstellung vollständiger Ontogenesen einzelner Tiere in Kauf genommen werden. In den jeweiligen Kapiteln finden sich immer auch Angaben über die Verhältnisse bei Wirbel- bzw. Säugetieren. Im Kapitel über die Umwege der ontogenetischen Entwicklung wird u. a. die Plazenta-Bildung eingehend erörtert, wobei Pferd, Vampir, Kaninchen und Mensch als Beispiele dienen.

Dieses Lehrbuch bietet in gedrängter Form eine Fülle von Informationen. Zur Einführung in das Stoffgebiet wird in der Einleitung eine Übersicht über Methoden, theoretisches Rüstzeug und Terminologie der vergleichenden Embryologie gegeben. Der Text ist klar und verständlich geschrieben und wird durch 1300 instruktive Einzelabbildungen reich illustriert. Literatur-, Autoren- und Sachverzeichnis beschließen das Werk, das sicher eine weite Verbreitung finden wird.

H. BOHLKEN, Kiel

NAAKTGEBOREN, C., und SLIJPER, E. J.: **Die Biologie der Geburt.** Eine Einführung in die vergleichende Geburtskunde. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin 1970. 225 S., 240 Abb. 48,– DM.

Während bisher die Geburtskunde im wesentlichen nur von human- und veterinär-medizinischer Seite bearbeitet wurde, haben die Verfasser — beide Zoologen der Universität von Amsterdam — den Rahmen ihrer vergleichenden Geburtskunde wesentlich weiter gespannt und eine Vielzahl von eigenen Beobachtungen aus dem Bereich der Marsupialia und placentalen Säugetiere zusammengestellt und mit den Forschungsergebnissen anderer Wissenschaftler der gleichen und benachbarter Disziplinen verknüpft. Dadurch entstand ein Gesamtbild des Geburtsvorganges bei Säugetieren, in dem nicht nur funktionell-anatomische Angaben berücksichtigt wurden, sondern auch den Ergebnissen der Embryologie und Verhaltensforschung ein breiter Raum belassen wurde. Es wird auch der Versuch unternommen, Rückschlüsse auf die Phylogenie einiger Säugergruppen zu ziehen. Auffallend ist die große Ähnlichkeit in morphologischer, physiologischer und ethologischer Sicht bei den multiparen Säugern, während bei den uniparen beträchtliche Unterschiede bestehen. Das Buch behandelt nach einem Überblick über die Methoden und einer Erläuterung der wichtigsten Begriffe in verschiedenen Kapiteln die Fortpflanzungsorgane, die Frucht und die Fruchthüllen. Den größten Raum nehmen ein allgemeiner und ein spezieller Teil über den Geburtsvorgang ein. Schließlich folgen noch Abschnitte über die Regulierungsfaktoren, über die Geburtslage der Frucht, die Nabelschnur und das Neugeborene und die Mutter nach der Geburt. Jedes Kapitel enthält ein ausführliches Literaturverzeichnis. Am Schluß des Buches befindet sich ein umfangreiches Sachregister. So erfreulich diese erste vergleichende Zusammenstellung über die Geburt der Säugetiere ist, sie macht deutlich, wie groß die Lücken in diesem Forschungszweig noch sind. Es ist zu hoffen, daß hierdurch Zoologen wie Veterinär- und Humanmediziner manche Anregung zu weiterer und vertiefter Arbeit gegeben wird.

W. SCHULTZ, Kiel

BEKANNTMACHUNG

Die Jahreshauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde 1971 findet in der Zeit vom

30. 8. bis 3. 9. 1971

in Stuttgart statt. Es wird gebeten, Vorträge für die Tagung bis spätestens 1. 7. 1971 beim Schriftführer (Dr. H.-J. KUHN, Anatomisches Institut, 6 Frankfurt a. M., Ludwig-Rehn-Str. 14) anzumelden.

Wir bitten unsere Mitglieder, ausländische Kollegen auf die Tagung aufmerksam zu machen. Zusätzliche Einladungen werden vom Schriftführer gerne verschickt.

Die Einladungen mit den Einzelheiten des Programms werden rechtzeitig zugestellt.

Tagungsbüro: Dr. F. DIETERLEN, 7 Stuttgart 1, Staatliches Museum für Naturkunde, Schloß Rosenstein.

C 22209 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

36. BAND · HEFT 2

April 1971



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN



Inhalt

HOLLIHN, K.-U.: Das Verhalten von Guerezas *(Colobus guereza* und *Colobus polycomos)*, Nasenaffen *(Nasalis larvatus)* und Kleideraffen *(Pygathrix nemaeus)* bei der Nahrungsaufnahme und ihre Haltung. — The Eating Behaviour of Colobus Monkeys *(Colobus guereza* and *Colobus polycomos)*, Proboscis Monkeys *(Nasalis larvatus)* and Douc Langurs *(Pygathrix nemaeus)* and their Maintenance 65
HEINE, H.: Zur Phylogenese der Coronararterien: Die Arteria coronaria sinistra. — On the Phylogenesis of the Coronary-Arteries: The Arteria coronaria sinistra 96
HELLWING, S.: Maintenance and Reproduction in the White Toothed Shrew, *Crocidura russula monacha* Thomas, in Captivity 103
KAYANJA, F. I. B., and JARVIS, J.: Histological Observations on the Ovary, Oviduct and Uterus of the Naked-Mole-Rat 114
Schriftenschau 122
Bekanntmachungen 125

Dieses Heft enthält eine Beilage des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Herren Herausgeber oder direkt an den Schriftleiter: Prof. Dr. Manfred Röhrs, Zoologisches Institut der Tierärztl. Hochschule, Hannover, Bischofsholer Damm 15.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in wenigen Zeilen anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen der Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Gesamtvertrages vom 15. 7. 1970 zu behandeln.

Sonderdrucke: An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 108,— DM zuzügl. amtl. Postgebühr. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 20,— DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.
Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde 36 (1971), H. 2, S. 65—128

Das Verhalten von Guerezas *(Colobus guereza* und *Colobus polycomos)*, Nasenaffen *(Nasalis larvatus)* und Kleideraffen *(Pygathrix nemaeus)* bei der Nahrungsaufnahme und ihre Haltung

Von Kurt-Uwe Hollihn[1]

Aus dem Zoologischen Garten Berlin (Direktor: Prof. Dr. H.-G. Klös) und dem Institut für Experimentelle Therapie und Funktionelle Pathologie der Freien Universität Berlin (Direktor: Prof. Dr. Dr. Dr. G. Schützler)

Eingang des Ms. 1. 11. 1969

I. Einleitung

Die laubfressenden Primaten sind, wie andere steno- und monophage Tierarten, in ethologischer Hinsicht interessant, da sie sich in einigen Verhaltenskomplexen beträchtlich von phylogenetisch engverwandten, in der Nahrung jedoch nicht spezialisierten Affengruppen unterscheiden.

Wegen der Schwierigkeit, die Colobiden so naturgemäß wie möglich zu halten, sind diese Primaten in tiergartenbiologischer Hinsicht problematische Pfleglinge. Obwohl es seit der Einrichtung wissenschaftlich geleiteter zoologischer Gärten im vorigen Jahrhundert nicht an Versuchen gefehlt hat, Colobiden über längere Zeit am Leben zu erhalten, ist es erst in jüngster Zeit gelungen, diese Tiere über Jahre hinweg in Gefangenschaft zu halten und einige Arten auch zur Fortpflanzung zu bringen.

Die Gelegenheit, das Verhalten einiger Colobidenarten bei der Nahrungsaufnahme zu untersuchen und die Problematik ihrer Haltung zu klären zu versuchen, bot sich mir, als einige zoologische Gärten zusätzlich zu den seit längerer Zeit gehaltenen Guerezas auch Nasen- und Kleideraffen importierten.

II. Überblick über die beobachteten Tiere

In den Zoologischen Gärten von Berlin, Basel, Frankfurt/Main und Köln sowie dem Tierpark Duisburg beobachtete ich 18 Guerezas, 19 Nasenaffen *(Nasalis larvatus* van Wurmb, 1781) und 11 Kleideraffen *(Pygathrix nemaeus* Linné, 1771).

Die Guerezas gehörten folgenden Arten und Unterarten an: *Colobus guereza abyssinicus* Oken, 1860, *Colobus guereza caudatus* Thomas, 1885, *C. g. abyssinicus x C. g. caudatus*-Bastarde — die phänotypisch dem *C. g. caudatus* gleichen — und *Colobus polycomos angolensis* Sclater, 1860.

III. Methodik

Vom 21. April 1968 bis zum 2. Juli 1969 wurden täglich Beobachtungen gemacht. Zunächst wurden die Colobidengruppen des Zoologischen Gartens Berlin für jeweils eine Woche ganztägig beobachtet, danach untersuchte ich die einzelnen Gruppen in häufigem Wechsel jeweils mehrere Tage hintereinander von der Fütterung bis zum Einbruch der Dunkelheit, zeitweise auch am folgenden Tag vom Dämmerungsbeginn bis zur Zeit der Käfigreinigung.

[1] Die vorliegende Arbeit ist eine Dissertation der Veterinärmedizinischen Fakultät der Freien Universität Berlin.

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 65—95

Tabelle 1

Überblick über die beobachteten Individuen

	Adult	Subadult	Juvenil	Neugeboren
a. *Guerezas*				
Berlin	1,2		2,2	1,1
Frankfurt		1,2	1,0	
Duisburg	1,1	0,1	1,1	
b. *Nasenaffen*				
Berlin	0,1	1,2	2,3	
Frankfurt	1,3		1,1	
Köln	0,1	1,0		
Duisburg	0,1	1,0		
c. *Kleideraffen*				
Berlin	0,3		1,0	
Basel	1,3			
Frankfurt	0,1	1,0	0,1	

Die frischimportierten Blätterfressergruppen des Zoologischen Gartens Berlin wurden vom Eintreffen an vier Wochen lang ganztägig beobachtet. Zum Vergleich und zur Ergänzung der an den Berliner Tieren gewonnenen Erfahrungen beobachtete ich die in den anderen erwähnten zoologischen Gärten gehaltenen Colobidengruppen jeweils mehrere Tage lang ganztägig. Hierbei bot sich die Gelegenheit, das Verhalten nicht nur der Guerezas, Nasen- und Kleideraffen, sondern auch folgender Langurenarten bei der Nahrungsaufnahme zu studieren: Hulman *(Semnopithecus entellus* Dufresne, 1797), Brillenlangur *(Trachypithecus obscurus* Reid, 1837), Goldlangur *(Trachypithecus geei* Khajuria, 1956) und Budeng *(Trachypithecus cristatus pyrrhus* Horsfield, 1828). Wenn im folgenden pauschal „andere Colobidenarten“ als Guerezas, Nasen- und Kleideraffen erwähnt werden, sind stets diese vier Langurenspezies gemeint.

Die Wahl des Beobachtungsortes richtete sich, abgesehen von örtlichen Gegebenheiten, nach dem jeweiligen Untersuchungszweck. Um das Verhalten der Tiere kennenzulernen, setzte ich mich in den Besucherraum, da dort die Menschen von den Affen nicht beachtet werden, so daß sich auf diese Weise ein ungestörtes Verhalten gut beobachten läßt. Bei einzugewöhnenden Gruppen mußte ich mich in der Quarantänestation unmittelbar im Raum der Tiere aufhalten. Im Verlauf weniger Tage gewöhnten sich alle Individuen an meine Anwesenheit, so daß sie mich nicht beachteten, solange ich mich auf meinem Beobachtungsplatz befand und dort so wenig wie möglich bewegte.

Um die von den einzelnen Tieren aufgenommenen Futterstücke identifizieren zu können, nahm ich in nächster Nähe der Tiere Aufstellung: unmittelbar vor den Käfiggittern, hinter der geöffneten Käfigtür oder im Käfig selbst. Nach einigen Tagen ließen sich die Affen durch meine Nähe nicht mehr bei der Nahrungsaufnahme stören. Daher konnte ich auf diese Weise auch photographieren, wozu ich zwei einäugige Spiegelreflexkameras, 50-, 135- und 200-mm-Objektive und erforderlichenfalls ein Elektronenblitzgerät benutzte.

Zwar wären im Hinblick auf die Ernährung und die vermutlich haltungsbedingten Erkrankungen der untersuchten Colobidenarten Experimente aufschlußreich, da aber Versuche wegen der mit ihnen verbundenen Gefährdung dieser heiklen Pfleglinge nicht zu verantworten sind, beschränkte ich mich darauf, den Tieren eine Vielfalt an Futtermitteln zur freien Auswahl zur Verfügung zu stellen, und versuchte, Zusammenhänge zwischen Fütterung und anderen Haltungsbedingungen einerseits und dem Gesundheitszustand der Tiere andererseits aufzudecken.

IV. Die Ernährung

Die Colobiden weisen im Zusammenhang mit ihrer fast ausschließlich aus Blättern bestehenden natürlichen Nahrung einige anatomische und physiologische Besonderheiten

auf, die sie von den anderen Affen unterscheiden. Es sind dies die Ausbildung der Zähne und des Magens sowie dessen Funktionsweise. Die übrigen Organe des Verdauungstraktes ähneln denen der meisten anderen Primaten.

A. Morphologie und Physiologie

1. Die Zähne. Die Zahnformel aller adulten Colobiden, wie auch der meisten anderen Affen, lautet nach Napier (1967) $\frac{2\ 1\ 2\ 3}{2\ 1\ 2\ 3} = 32$.

Die Ausbildung der Kaufläche der Molaren erleichtert das Zerschroten der Blätter, wie Sanderson und Steinbacher (1957) und Fiedler und Wendt (1967) hervorheben. Nach der Beschreibung von J. R. und P. H. Napier (1967) kann man die oberen Molaren aller Colobidenarten als bilophodont bezeichnen, während den unteren die zwischen den vorderen und hinteren Zackenpaaren verlaufenden Querkämme fehlen, so daß sie quadricuspid sind; beim Guereza weist $\overline{M_3}$ regelmäßig eine fünfte, bisweilen durch deren doppelte Ausbildung eine sechste Zacke auf, was beim Kleideraffen die Regel zu sein scheint.



Abb. 1. Lange Canini beim adulten Nasenaffenmann. (Zoologischer Garten Frankfurt)

Während die Incisivi bei allen beobachteten Arten denen der übrigen Affen gleichen, bestehen in der Ausbildung der Canini Art- und Geschlechtsunterschiede. Die Abbildungen 1 und 2 zeigen, daß adulte Nasenaffenmänner im bleibenden Gebiß lange, spitze Eckzähne tragen, während die der Weibchen kaum über die Incisivi hinausragen. Ebenso verhält es sich bei den Guerezas.

Nach Napier (1967) sind die Canini der Kleideraffen extrem kurz. Bei den Weibchen gleichen sie, ähnlich wie bei den Wiederkäuern, den Incisivi (Abb. 3), bei den Männchen sind sie ebenfalls sehr kurz, aber spitzer als die Schneidezähne. Bei den von mir untersuchten Spezies sind die Milcheckzähne der Jungtiere beiderlei Geschlechts so ausgebildet wie die der adulten Weibchen der jeweiligen Art.

2. *Der Magen:* Die Colobiden weichen im Bau und in der Funktion des Magens stark von den übrigen Affen ab und ähneln in dieser Hinsicht sehr den Wiederkäuern. Kuhn (1964) führte als erster eine intensive Untersuchung der Morphologie und Physiologie des Colobidenmagens





Abb. 2 (links). Kurze Canini beim Nasenaffenweibchen. (San Diego Zoo) San Diego Zoo Photo. (Aufnahme: Ron Garrison) — *Abb. 3 (rechts).* Schneidezahnähnlicher Caninus beim Kleideraffenweibchen. (Zoologischer Garten Berlin)

durch. Als Material dienten ihm in Freiheit frischgetötete Individuen folgender Stummelaffen: *Procolobus verus* VAN BENEDEN, 1838, *Piliocolobus badius badius* KERR, 1792 und *Colobus polycomos polycomos* ZIMMERMANN, 1780, sowie ein *Trachypithecus cristatus pyrrhus* HORSFIELD, 1823. Im folgenden gebe ich die Ergebnisse der Untersuchung KUHN's wieder.

a. *Die Ergebnisse der Untersuchung* KUHNS *(1964)*

Beim geburtsreifen Embryo ist der Magen im Verhältnis zur Körpergröße noch klein. Sobald das Jungtier im Alter von wenigen Wochen feste Nahrung zu fressen beginnt, dehnt sich der Magen aus. Beim adulten Tier nimmt er die craniale Bauchhöhlenhälfte ein.

Innerhalb einer Spezies bestehen individuelle Unterschiede in der Ausbildung der ersten Magenabteilungen. Der Budeng und einige Stummelaffen hatten einen drei-, alle übrigen Tiere einen vierteiligen Magen.

Der erste Abschnitt des vierteiligen Magens ist der Praesaccus, der zweite und größte der Saccus gastricus. Bei Dreiteiligkeit sind diese beiden Abschnitte nicht voneinander getrennt. In diesem Fall stellt der Saccus gastricus die erste Magenabteilung dar. Die beiden letzten Abschnitte, der Tubus gastricus und die Pars pylorica, sind im Gegensatz zum voluminösen Saccus enge Röhren. Einen Überblick über die Verhältnisse gibt die Abb. 5. Dorsal im Saccus gastricus verläuft die Magenstraße, die von zwei Wülsten, die die Oesophagusmündung zu umgreifen scheinen, begrenzt wird und zum Tubus gastricus zieht (Abb. 6, 4).

Die Innenauskleidung des Magens besteht aus einem einschichtigen hochprismatischen Zylinderepithel im Praesaccus, Saccus und im Anfangsteil des Tubus. Die oberflächlichen Epithelzellen produzieren einen Schleim, der sich als zusammenhängende Schicht von der lebensfrischen Schleimhaut abziehen läßt. Um die Oesophagusmündung befindet sich ein Bezirk, der aus einem mehrschichtigen unverhornten Plattenepithel gebildet wird. Er stellt sich makroskopisch als helles Feld dar, das von einer unregelmäßig gezackten Linie begrenzt wird. Charakteristisch für den Colobidenmagen ist der Aufbau der Propria mucosae, während der übrige Teil der Magenwand im wesentlichen wie bei den übrigen Primaten ausgebildet ist. In den Bindegewebsmaschen der Propria finden sich zahlreiche Lymphfollikel, die makroskopisch als weiße hirsekorngroße Knötchen sichtbar sind (Abb. 4, 1). Die die Magenstraße begrenzenden Wülste werden von starken Längsmuskelbündeln gebildet, die radial von Bindegewebssepten durchzogen werden, in die elastische Fasernetze eingelagert sind.

Praesaccus und Saccus gastricus fungieren als Gärkammern: die aufgenommene Nahrung wird in ihnen, ähnlich wie im Pansen der Wiederkäuer und in den vorderen Magenabschnitten der Känguruhs, von Bakterien abgebaut. Wie im Pansen, herrscht in diesen Magenabteilungen neutrale Reaktion. Die feinzerkauten Blätter gelangen in den Praesaccus, der immer mit bis zu 3 mm großen Blattstücken gefüllt ist, um die herum sich kaum Flüssigkeit befindet. Der Inhalt des Saccus ist von dünnbreiiger Konsistenz. In ihm lassen sich kaum noch Nahrungsstücke identifizieren. Durch die Peristaltik wird der Futterbrei weiterbefördert, und die einzelnen Nahrungsportionen werden überschichtet und durchmischt. Die zahlreichen, noch nicht bestimmten Bakterienarten bauen die Nahrung wie im Wiederkäuerpansen zu flüchtigen Fettsäuren und gasförmigen Gärungsendprodukten ab.

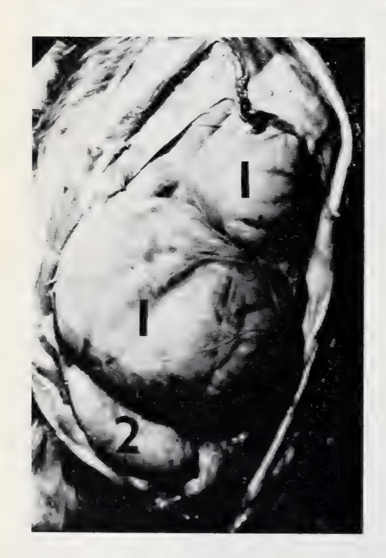


Abb. 4. Nasenaffenmagen in situ, starke postmortale Aufgasung. 1: Saccus gastricus, Lymphfollikel als weiße Flecken sichtbar. 2: Tubus gastricus.

Im Gegensatz zu den Wiederkäuern fehlen in den entsprechenden Magenabschnitten der Colobiden Ciliaten. Als einzige tierische Magenbewohner fanden sich bei einem *Colobus guereza* unbestimmbare kleine Nematoden und bei allen untersuchten Colobiden *Trichuris*. Im Tubus gastricus lassen sich fast keine Pflanzenbestandteile mehr feststellen, der Inhalt ist hier ein fast reiner Bakterienbrei. Lediglich schlecht vergärbare Pflanzenfasern sind noch zu erkennen, was ein Hinweis darauf sein mag, daß ein Zelluloseabbau im Magen nicht oder nur in geringem Maße erfolgt. Im Endteil des Tubus gastricus und in der Pars pylorica findet die Verdauung durch Sekrete der hier reichlich vorhandenen Drüsen statt.

Saccus und Praesaccus sind zwar tageszeitlich unterschiedlich stark gefüllt, aber nie leer, und selbst bei Tieren, die in der Morgendämmerung getötet wurden, waren alle Magenabteilungen mäßig gefüllt.

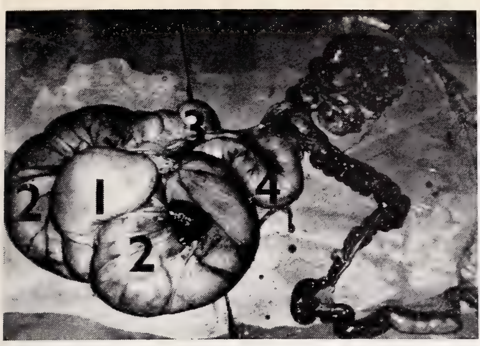




Abb. 5 (links). Nasenaffenmagen, exenteriert. 1: Praesaccus. 2: Saccus gastricus. 3: Tubus gastricus. 4: pars pylorica. — *Abb. 6 (rechts).* Kleideraffenmagen, eröffnet. 1: Praesaccus. 2: Saccus gastricus. 3: Tubus gastricus. 4: Magenstraße. 5: Pars pylorica.

Die Magenstraße kann eine geschlossene Verbindung zwischen Oesophagus und Tubusmitte bilden, indem ihre Muskelwülste sich bei Kontraktion bis zur gegenseitigen Berührung auf- und die Oesophagusmündung auf den Tubus zurichten. Bei Erschlaffung der Muskulatur stellt das elastische Fasernetz die Ruhelage wieder her. Durch die Magenstraße gelangt vermutlich Flüssigkeit direkt von der Speiseröhre in den Tubus, andererseits werden die hier in großer Menge gebildeten Gase durch sie cardialwärts befördert. Diese Gasmengen entstehen an dieser Stelle dadurch, daß durch eine plötzliche Säuerung — der pH-Wert beträgt in der Pars pylorica 2–3 — CO_2 frei wird. Pro Gramm Saccusinhalt werden in einer Stunde 0,01—0,04 mMol CO_2, CH_4 und andere gasförmige Gärungsprodukte gebildet. Diese Menge entspricht der Fermentationsrate des Panseninhaltes kleiner Wiederkäuer. Im Colobidenmagen werden stündlich etwa 300 bis 1000 ml Gase gebildet, die durch Ructus entfernt werden.

b. Eigene Untersuchungen

Ich untersuchte die Mägen von zwei Nasen- und einem Kleideraffen, alle drei waren vierteilig. Grobanatomisch glichen diese Mägen denen der Guerezas, lediglich die Epithelauskleidung weicht von den von Kuhn beschriebenen Verhältnissen ab: nicht nur um die Oesophagusmündung findet sich das Plattenepithel, sondern der ganze Praesaccus ist damit ausgekleidet. Makroskopisch ist dies an der hellen Färbung des Praesaccus erkennbar (Abb. 6, 1). Das Plattenepithel endet in einer scharf begrenzten, glatten Linie an der Einschnürung zwischen Praesaccus und Saccus gastricus.

Im Praesaccus der in Freiheit getöteten Colobiden findet sich ein feuchtigkeitsarmer Inhalt aus Blattstückchen. Da die in Gefangenschaft gebotene Ersatznahrung flüssigkeitsreicher als Laub ist, war bereits der Praesaccusinhalt der von mir untersuchten Tiere von dünnbreiiger Konsistenz.

Wie bei den in Freiheit getöteten Tieren lassen sich auch bei den in Gefangenschaft gestorbenen im Inhalt des Praesaccus noch Futterpartikel in großer Menge identifizieren, während in den übrigen Magenabschnitten nur unvergärbare Stücke wie Obstkerne und Stücke von Zitrusfruchtschalen zu erkennen sind.

B. Die Nahrung

1. *Die natürliche Nahrung.* Nach übereinstimmenden Berichten nehmen alle je in Freiheit beobachteten Colobiden fast ausschließlich Laub zu sich, wobei von allen Pflanzen, die im Territorium einer Gruppe vorkommen, die Blätter jeweils nur weniger Baumarten bevorzugt werden; in geringem Maße dienen auch Knospen, Blüten und Früchte als Nahrung (Pournelle, 1960; Ullrich, 1961; Kern, 1964; Kuhn, 1964; Sanderson und Steinbacher, 1957; Fiedler und Wendt, 1967).

Nasenaffen fressen neben dem Laub von Bäumen gern zarte Ranken und Schößlinge (Kern, 1964). Guerezas graben bisweilen Pflanzenzwiebeln aus dem Boden; sie bevorzugen junge, frisch getriebene Blätter vor älteren und unreife Früchte vor reifen (Ullrich, 1961). Von Kleideraffen liegen bisher keine Berichte über Freilandbeobach-

tungen vor, jedoch ist nicht anzunehmen, daß ihre natürliche Nahrung von der der anderen Colobiden abweicht.

Blätterfressende Primaten werden zwar in Gefangenschaft stets auf andere als Laubnahrung umgestellt, da man ihnen in unseren zoologischen Gärten nicht ausschließlich Laub anbieten kann, aber aus später zu erläuternden Gründen sollten ihnen neben der Ersatznahrung auch belaubte Zweige gegeben werden. Diese werden, auch von frisch importierten Colobiden, sofort angenommen. Ich stellte den Colobiden des Zoologischen Gartens Berlin monatelang zahlreiche Laubsorten zu freier Auswahl zur Verfügung und beobachtete, in welcher Reihenfolge und in welcher Menge die verschiedenen Spezies die Blättersorten fraßen.

In den Wintern 1967/68 und 1968/69 hatten die Tiere kein Laub erhalten. In den jeweils darauffolgenden Frühjahren fraßen sie zunächst die Blatttriebe aller gereichten Zweige. Dies ist erklärlich, da lange nicht gereichte Naturnahrung stets gierig gefressen wird, weiterhin fressen alle Colobiden sehr gern junge Blätter. Im Laufe des Frühjahres wird die Vielfalt der angenommenen Laubsorten geringer. Als erstes lehnten alle Spezies, die ich untersuchte, Kastanien- und Holunderblätter ab. Auch mit Eichenlaub verfahren Nasen- und Kleideraffen sowie die Guerezas gleich: im Frühjahr gern gefressen, werden vom Auftreten der Eicheln an diese bevorzugt, und mit zunehmender Verhärtung der Blätter werden diese vom Spätsommer an nicht mehr genommen. Nasen- und Kleideraffen lehnen Ahornlaub stets ab, während Guerezas es gern fressen.

Tabelle 2

Die Auswahl von Laub durch die untersuchten Colobiden

angebotene Laubsorten	Guerezas	Nasenaffen	Kleideraffen
Knöterich	++++	++++	++++
Robinie	+++	++	+++
Trauerweide	++	+++	++
Salweide	++	++	++
Maulbeerbaum	++	++	++
Falscher Jasmin	+	+	+
Flieder	+	+	+
Liguster	+	+	+
Rose	+	+	+
Rüster	+	+	+
Sommerlinde	+	±	+
Eiche	±	±	±
Birke	+	(+)	+
Schneebeere	+	(+)	(+)
Johannisbeere	+	(+)	(+)
Haselnuß	+	(+)	(+)
Ficus sp.	(+)	(+)	(+)
Pfeifenstrauch	(+)	(+)	(+)
Pappel	+	(+)	(+)
Tradescantien	+	+	—
Forsythie	(+)	—	+
Ahorn	+	—	—
Kastanie	—	—	—
Holunder	—	—	—

++++, +++, ++, +: Bevorzugung in abnehmender Beliebtheit
±: im Frühjahr gefressen, später nicht mehr
(+): nur bei seltener Verabreichung gefressen
—: stets abgelehnt.

Nasenaffen fressen von Lindenzweigen nach dem Auftreten von Knospen nur noch diese, während vorher — und von den anderen Arten auch später noch — auch das Laub genommen wird

Befinden sich an den Futterzweigen neben Blättern auch Blüten, so werden diese mit dem Laub abwechselnd gefressen. Enthalten Zweige Früchte, fressen alle Arten zuerst diese, dann erst die Blätter. Im allgemeinen bevorzugen Colobiden unreife Früchte vor reifen, jedoch konnte ich einige Ausnahmen beobachten: die untersuchten Spezies lehnten unreife Holunderfrüchte ab, fraßen dagegen reife, Guerezas nehmen Eicheln beinahe ausschließlich in unreifem Zustand, die beiden anderen Arten bevorzugen diese zwar ebenfalls, fressen aber, wie auch andere Affen, auch reife Eicheln. Kastanien werden von den Colobiden, wie von anderen Affen, nur ungern gefressen.

Zur Zusammenstellung der folgenden Tabelle verwandte ich neben eigenen Untersuchungen auch Beobachtungen von Tierpflegern sowie Angaben von Kirchshofer (1960), Dittrich (1966) und Fiedler und Wendt (1967).

Es verdient die Tatsache hervorgehoben zu werden, daß sich die untersuchten Colobidenarten in der Auswahl der in Gefangenschaft gereichten natürlichen Nahrung recht einheitlich verhalten, vor allem im Hinblick auf die am meisten bevorzugten Laubsorten. Innerhalb einer Spezies verhalten sich alle adulten Individuen gleich, wie ich durch die Beobachtung mehrerer Gruppen jeder Art feststellen konnte. Jungtiere verhalten sich bei der Laubauswahl nicht ganz so einheitlich wie die Erwachsenen. Knöterich, Robinie und Weide werden auch von allen anderen mir bekannten Colobiden bevorzugt.

2. *Die Ersatznahrung.* Zwar wäre es tiergartenbiologisch richtiger, Blätterfressern auch in Gefangenschaft fast ausschließlich Laub zu verabreichen; da aber den wenigsten zoologischen Gärten ein genügend großer Baum- und Strauchbestand zur Verfügung steht, um diesem Grundsatz zu folgen, ist es erforderlich, diese Tiere auf ein leichter zu beschaffendes Ersatzfutter umzustellen. Die folgende Tabelle vermittelt einen Überblick über die Futtermittel, die diese Nahrungsspezialisten in Gefangenschaft zu fressen lernen. Neben eigenen Beobachtungen benutzte ich zu dieser Aufstellung Literaturangaben: über die Aufnahme von Ersatzfutter berichteten über

Guerezas: Schillings (1905), Kirchshofer (1960), Ullrich (1961), Crandall (1964), Griner (1968),
Nasenaffen: Sányál (1892), Pournelle (1960), Crandall (1964),
Kleideraffen: San Diego Zoonooz (1969).

Einander widersprechende Beobachtungen sind im Hinblick auf die Aufnahme von Zitrusfrüchten durch Guerezas zu verzeichnen: Ullrich (1961) erwähnt, daß die Frankfurter Tiere Orangen und Zitronen erhielten, Crandall (1964) beobachtete an New Yorker Guerezas, daß diese Orangen ablehnten. Weder ich noch alle Tierpfleger, die ich darüber befragte, haben je einen Colobus Zitrusfrüchte fressen gesehen.

Eine weitere Diskrepanz zwischen eigenen Beobachtungen und einer Literaturangabe betrifft das Verhalten von Guerezas zu Heu. Ich stellte durch Beobachtung mehrerer Gruppen jeder der untersuchten Spezies fest, daß im Gegensatz zur Laubauswahl in der Bevorzugung von Ersatzfutter nicht nur Unterschiede zwischen den Arten bestehen können, sondern auch zwischen einzelnen Gruppen innerhalb einer Art. Und selbst innerhalb einer Gruppe sind individuelle Unterschiede in der Auswahl aus dem reichhaltigen Angebot an Ersatzfuttermitteln zu beobachten. So ist es durchaus erklärlich, daß manche Guerezas Heu fressen, die Tiere, denen ich es anbot, nicht.

Zwar fressen die untersuchten Colobiden die gleiche Vielfalt an Futter wie andere Affen, aber es bestehen Unterschiede zwischen Blätterfressern und anderen niederen Affen in folgendem: die Colobiden bevorzugen junge bzw. unreife pflanzliche Futtermittel vor reifen, und während die meisten Affen Fruchtschalen nicht fressen, nehmen die Blätterfresser diese ebenso gern wie das Fruchtfleisch, und von Zitrusfrüchten,

Tabelle 3

Von Colobus, Nasalis und Pygathrix angenommene Ersatzfuttermittel

	Guerezas	Nasenaffen	Kleideraffen
Wurzel- und Knollenfrüchte			
rohe Kartoffeln	+,×	—	+,×
gekochte Kartoffeln	+	×	+
gekochte Yamwurzeln		×	
rohe Mohrrüben	+,×	+	+
gekochte Mohrrüben	+	+	—
Rettich	+	+	+
Sellerie	+,×	—	+
Kohlrabi	+	+	+
Topinambur	+	+	+
Grünfutter			
Kopfsalat	+,×	+,×	+
Endivie	+	+	+
Chicoree	+	+	+
Wirsingkohl	+,×	+	+
Weißkohl	+	+	+
Markstammkohl	+	+	+
Kohlrabiblätter	+	+	+
Blumenkohlblätter	+	+	+
Petersilie	+	+	+
Mohrrübenkraut	+	+	+
Porée	+	+	+
Klee	+	+	+
Schnittlauch	+	+	—
Keimgerste	+,×	+	—
grüne Reishalme		×	
junger Weizen		×	
junges Gras	×	×	
Artischocken			×
Trockengrünfutter			
Heu	—,×	—	—
welkes Laub	+	—	—
Getreide			
Reis	×		
gekochter Reis, in Kuchen gepreßt	+	+	+
Maiskörner bzw. -kolben	×	×	×
gekochter Mais	+	+	+
diverse Getreidekörner	×		
Haferflocken		+,×	+
Backwaren			
diverse Brotsorten	+,×	+,×	+
diverse Kuchen	+	+	
Sand- und Bisquitkuchen	+	+	+
diverse Kekse	+	+,×	—
Zwieback	+	+	—
Kernfrüchte			
Sonnenblumenkerne	+	+	+
Hasel-, Wal- und Erdnüsse	+	+	+
Eicheln	+	+	+

Fortsetzung Tabelle 3

	Guerezas	Nasenaffen	Kleideraffen
Fleischige Früchte			
Äpfel	+,×	+,×	+
Birnen	+,×	+	+
Zucker-, Wasser- und Honigmelonen	+	+	+
Kürbis	+	(+)	—
Gurken	+	+	+
Kirschen	+	+	+
Pflaumen	+	+	+
Pfirsiche	+,×	+,×	+
Johannisbeeren	+	+	+
Weintrauben	+,×	+,×	+,×
Bananen	×	+,×	+,×
Orangen	×	+,×	+,×
Zitronen und Grapefruits	×	+	—
Paprika	+		
Avocados			×
Johannisbrot	+	+	
Trockenfrüchte			
Feigen, Datteln, Aprikosen, Rosinen	+	+	
Tierische Produkte			
Fleisch	×		
Mehlkäferlarven	×	+,×	—
Heuschrecken	×	×	
Knochenmark	×		
gekochte Eier	+	+	+
Spezialmischungen			
Pellets für Affen	+	—	+,×
Pellets für Vögel	×		
Omnivorenmischung	×	+	+

Anmerkung: Pellets sind gepreßte Fertigfutterwürfel von harter Konsistenz. Sie enthalten alle erforderlichen Nahrungsbestandteile und könnten als Alleinfutter verwandt werden.

Die Omnivorenmischung wird aus den Bestandteilen der Pellets für Allesfresser durch Zusatz von Mahlfleisch oder Bouillon hergestellt, wodurch sie eine dickbreiige Konsistenz erhält. Sie wird in etwa kartoffelgroße Ballen gepreßt verabreicht.

+ : nach eigenen Beobachtungen gefressen
— : nach eigenen Beobachtungen abgelehnt
(+): nach eigenen Beobachtungen ungern gefressen
× : nach Literaturangaben gefressen

Bananen und Melonen fressen manche Individuen nur die Schalen oder erst diese, bevor sie sich der Frucht selbst zuwenden.

C. Die Eingewöhnung

Wegen der bereits erwähnten Schwierigkeit, gefangene Colobiden ausschließlich mit Laub zu ernähren, bedarf es einer Umstellung von Natur- auf Ersatznahrung. Hierbei bestehen individuelle Unterschiede in der Bereitwilligkeit, neues Futter anzunehmen.

Sanderson und Steinbacher (1957) stellten fest, daß das Hauptproblem weniger in der Umgewöhnung besteht als in der Schwierigkeit, gesunde Tiere zu erhalten, da die empfindlichen Colobiden nach dem Fang selten ein bekömmliches Ersatzfutter erhalten. Daher erreichen sie oft bereits gesundheitlich schwer geschädigt ihren Bestimmungsort, wo sie trotz aller Mühe dann nicht mehr zu retten sind. Aus diesen Gründen sollten m. E. nur solche Personen, die mit der Ernährung der Colobiden vertraut sind, den Fang und die erste Eingewöhnung noch im Fanggebiet vornehmen.

Die Umstellung von Laub- auf Ersatznahrung erfolgt in der von Kirchshofer (1960) für Guerezas und von Pournelle (1960) für Nasenaffen beschriebenen Weise, daß den Tieren anfangs nur belaubte Zweige verabreicht werden und erst allmählich in steigender Vielfalt und Menge anderes Futter beigegeben wird, während die Laubmenge reduziert wird. Es ist selbstverständlich, Colobiden nur zu solchen Zeiten zu importieren, wenn genügend Laub zur Verfügung steht. Bei der Eingewöhnung ist eine genaue tägliche Kontrolle des von den Tieren aufgenommenen Futters erforderlich, da Kleinigkeiten für das Überleben von Bedeutung sein können. So ernährten sich drei Nasenaffen am Ende ihrer sechswöchigen Quarantänezeit außer von Laub fast ausschließlich von Zitronenschalen, die sie von den Fruchtstücken abnagten. Bei oberflächlicher Kontrolle wäre dies möglicherweise nicht aufgefallen und hätte zu der Annahme führen können, daß die Tiere vom Ersatzfutter nichts fräßen.

Wenn auch eine genaue Kontrolle zeitraubend ist, sollte sie dennoch bei so heiklen Pfleglingen wie einzugewöhnenden Colobiden durchgeführt werden. Ich zählte täglich die verabreichten Futterstücke und bestimmte – außer durch Beobachtung der Tiere – durch Rückzählen und genaue Untersuchung der am nächsten Tag noch vorhandenen Futterreste, was die Tiere gefressen hatten. Nach solchen Kontrollen können die Futterrationen zusammengestellt werden. Tägliche Überwachung ist erforderlich, weil diese Tiere, gerade während der Eingewöhnungszeit, aber auch später noch, schlagartig ihre Nahrungsgewohnheiten ändern können.

Neben der Ernährung sind gerade während der Eingewöhnung Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsverhältnisse von Bedeutung. Im Zoologischen Garten Berlin werden die importierten Affen in abgeschlossenen Quarantäneräumen gehalten, in denen die Temperatur zunächst bei 27° C liegt. Anfangs werden die Tiere nur dann in die Außenkäfige gelassen, wenn die Außentemperatur ebenso hoch oder darüber liegt. Erst allmählich läßt man die Temperatur im Quarantäneraum auf die Innentemperatur des Affenhauses absinken, die im Sommer bei 22° C liegt. Im Winter beträgt diese ohnehin 25 bis 27° C. Die Luftfeuchtigkeit wird durch häufiges Ausspritzen der Käfige mit heißem Wasser relativ hoch gehalten.

D. Ethologie der Nahrungsaufnahme

Die Hauptaktivität der meisten Tiere besteht in der Suche nach und der Aufnahme von Nahrung. So sind auch die Tagesabläufe aller in Freiheit beobachteten Affen einander außerordentlich ähnlich (Carpenter 1934, 1935 und 1940; Nolte 1955; Sanderson und Steinbacher 1957; Heinemann 1967; Fiedler 1967), und die Guerezas (Ullrich 1961) und Nasenaffen (Kern 1964) weichen in dieser Hinsicht kaum von den übrigen Affen ab, über Kleideraffen liegen keine Freilandbeobachtungen vor.

Der Tagesablauf freilebender Weißschwanzguerezas gliedert sich nach Ullrich (1961) folgendermaßen auf: Die Tiere lassen nach Sonnenaufgang ihr Fell von der Sonne trocknen, bevor sie ihre Wanderung von den Schlaf- zu den Futterbäumen antreten. Bei schlechtem Wetter warten sie, bis sich der Nebel verzogen oder der Regen aufgehört hat. Normalerweise erreichen sie die Nahrungsgründe nach einer langsamen Wanderung, während der bisweilen Freß- und Ruhepausen eingelegt werden, gegen 11.00 Uhr. Die nun folgende Periode der intensiven Nahrungsaufnahme dauert bis etwa 13.00 Uhr. In der Mittagshitze ruhen die Tiere im Schatten größerer

Bäume bis 15.00 Uhr, um danach bis 17.30 Uhr erneut zu fressen. Dann erfolgt ein schneller und geschlossener Rückmarsch zu den Schlafbäumen. Bei allen Wanderungen halten die Guerezas stets dieselben Wechsel ein.

Die Nasenaffen, die KERN (1964) beobachtete, verließen ihre Schlafbäume bereits beim ersten Morgengrauen. Sie fraßen zu jeder Tageszeit, am intensivsten jedoch in der Zeit vom späten Nachmittag bis zum Einbruch der Dunkelheit. KERN konnte bei den Wanderungen keine festen Wechsel feststellen.

Die Guerezas entlauben die Zweige nach ULLRICHS (1961) Beobachtungen hauptsächlich, indem sie sie mit den Händen zum Mund führen und die Blätter abbeißen. Bisweilen reißen sie das Laub mit einer Hand oder auch mit beiden Händen von den Zweigen ab und stecken sie so in den Mund. An stürmischen Tagen halten sich die Tiere mit allen Extremitäten an den Ästen fest und beißen die Blätter ohne Zuhilfenahme der Hände ab.

Nasenaffen ergreifen, wie KERN (1964) berichtet, die Zweige mit den Händen, seltener auch mit den Füßen, und ziehen sie zum Körper heran. Zum Entlauben benutzen sie ausschließlich die Hände, wobei sie wie die Guerezas vorgehen. KERN sah, daß manche Bäume, deren Laub die Nasenaffen besonders gern fraßen, durch diese Tiere zum Absterben gebracht wurden. In seinem Bericht fehlt die Angabe, ob diese Affen häufig die Futterbäume wechseln, wie FIEDLER und WENDT (1967) es bei Guerezas feststellten.

Alle Colobiden, die ich beobachtete, entlauben ihre Futterzweige zwar auch, indem sie die Blätter entweder direkt abbeißen oder mit einer Hand einzeln abrupfen und dann zum Mund führen, stets zu Beginn des Fressens streifen sie aber das Laub von den Zweigen ab. Hierzu nehmen sie einen Zweig so in eine Hand, daß sie ihn mit der anderen durch eine auf den Körper zugerichtete Streifbewegung in Richtung auf die Zweigspitze entlauben können. Die Tiere stemmen den Zweig hierbei mit der haltenden Hand, bei festsitzendem Laub mit Unterstützung der Füße, vom Körper weg. Ist das abgestreifte Laubbüschel klein, wird es ganz in den Mund geführt, haben die Tiere eine größere Menge abgestreift, beißen sie mehrmals ab, wobei Guerezas meist alles verzehren, während Nasen- und vor allem Kleideraffen oft den letzten Rest fallen lassen.

Das Abstreifen wird stets bei großem Appetit angewandt. Leicht gelingt dies bei Zweigen mit locker sitzenden Blättern wie Robinie, Falschem Jasmin und Schneebeere. Pappel-, Eichen-, Weiden- und Birkenzweige können nur kräftige Tiere auf diese Weise entlauben. Die Streifbewegung wird an allen noch unbekannten Zweigsorten versucht, und durch Erfahrung lernen die Tiere, welche Zweige auf diese Weise nicht zu entlauben sind. Nach wenigen Malen werden dann an solchen Zweigen, wie z. B. vom Ahorn, keine vergeblichen Versuche mehr unternommen.

Ältere und kräftigere Tiere streifen länger und häufiger als jüngere und schwächere. Jedoch gehen auch erstere, sobald der größte Hunger gestillt ist, zu den anderen Entlaubungsmethoden über, wobei das Abbeißen der Blätter vom Zweig die am meisten angewandte Entlaubungsweise ist. Hierbei werden die Zweige mit beiden Händen festgehalten. Im allgemeinen beginnen die von mir untersuchten Colobiden einen Zweig von der Spitze her zu entlauben, wobei sie die Spitzenblätter mit der Hand zu einem Büschel zusammendrücken, das sie dann abbeißen (Abb. 7). Die übrigen Blätter werden dann einzeln abgebissen oder -gerupft.

EHMLER (1966) sah Guerezas, Hulmans und Brillenlanguren, die im Zoologischen Garten Frankfurt gehalten wurden, ihre Futterzweige erst entlauben, dann stets auch entrinden. Ich stellte fest, daß die von mir untersuchten Arten bei genügendem Angebot nur das Laub fressen. Wenn man hingegen nur wenige Zweige verabreicht, fressen Guerezas und Nasenaffen, nachdem sie das Laub verzehrt haben, auch die Rinde, die sie von den Zweigen abnagen oder, wenn möglich, in Streifen mit den Zähnen abziehen. Im Winter ist dies die Regel: stets werden zuerst die Knospen oder Blattriebe, dann die Rinde verzehrt. Kleideraffen fressen diese nicht, sie nehmen nur Blätter und, aller-



Abb. 7. Nasenaffe beim Abbeißen eines Blätterbüschels von der Spitze eines Trauerweidenzweiges. (von rechts: ♀, adult; ♂, juvenil; ♂, subadult; Zoologischer Garten Berlin).

dings in geringerem Maße als Nasenaffen und Guerezas, Knospen.

Solange noch viel Laub vorhanden ist, entlauben die Colobiden einen Zweig selten ganz. Gewöhnlich fressen sie jeweils nur das Blätterbüschel der Zweigspitze und wenden sich dann einem neuen Zweig zu. Reicht man ihnen genügend viele Zweige — als genügend sehe ich eine solche Menge an, daß selbst von bevorzugten Pflanzenarten noch Laub übrig gelassen wird! — dann verbleibt an den meisten Zweigen noch eine gewisse Laubmenge, so daß unter den Verhältnissen im Freileben ein Überleben der Futterbäume gewährleistet sein dürfte. Die Beobachtung Kerns (1964), daß Nasenaffen Bäume zum Absterben bringen, mag eine Ausnahmeerscheinung darstellen.

Eine Verhaltensweise, die allen mir bekannten Colobidenarten eigen ist, erinnerte mich an das Verhalten eines von Lorenz (1932) freifliegend gehaltenen Gelbhauben-Kakadus. Dieser Papagei erntete Obst, indem er, soweit sein Gewicht es zuließ, in die dünnen Zweige hinauskletterte und einen fruchttragenden Zweig abbiß, mit dem im Schnabel er dann auf einen stärkeren Ast zurückkletterte. Ich beobachtete eine analoge Verhaltensweise bei Colobiden zum erstenmal, als ich Futterzweige in einem Nasenaffenkäfig am Gitter befestigte, statt sie wie gewöhnlich frei auf den Boden zu legen: ein Tier kletterte von seinem Ruheplatz an einen im Frontgitter befestigten Ast, biß einen Zweig ab und trug diesen im Mund zum Sitzplatz zurück. Dies geschah so zielstrebig und sinnvoll, daß ich geneigt war, das Gesehene für eine einsichtige Handlung zu halten; es wäre jedenfalls für das Tier unbequem gewesen, den Ast zu entlauben, da es sich mit drei Extremitäten hätte festhalten müssen. Später sah ich so viele Individuen aller mir bekannten Colobidenarten diese Verhaltensweise in gleicher und z. T. auch unnötiger Weise ausführen, daß ich sie für eine allen Arten homologe Erbkoordination halte. Unnötig ist sie in solchen Fällen, in denen Tiere von frei am Boden liegenden Zweigen, die sonst mit der Hand in die oberen Käfigbereiche getragen werden, kleinere Zweigstücke abbeißen und diese im Mund transportieren.

Alle bisher beschriebenen Verhaltensweisen aus dem Komplex der Nahrungsaufnahme sind dem Appetenzverhalten zuzuordnen, das sich in ein allgemeines, die Wanderung zu den Nahrungsgründen, und ein spezielles, die Behandlung der Zweige, unterteilt. Das allgemeine Appetenzverhalten wird mit Sicherheit durch einen erworbenen Auslösemechanismus (EAM, Schleidt 1964) beendet, der wohl auf den optischen Reiz der häufig gewechselten und stets neu kennenzulernenden Futterbäume anspricht. Ob der Auslösemechanismus der Entlaubung ein AAM oder EAM ist, ob also die Kenntnis der natürlichen Nahrung angeboren oder erlernt ist, kann, solange nicht Colobiden unter Ausschluß von Erfahrungsbildung künstlich aufgezogen werden, nicht entschieden werden.

Frischimportierte Blätterfresser ergreifen manchmal aus dem reichhaltigen Angebot an Zweigen und Ersatznahrung bestimmte Zweigsorten und beginnen deren Laub zu fressen. An Hand von Photographien, die Colobiden beim Fressen von Laub zeigten, das sie bei der Eingewöhnung in ihrer Heimat erhalten hatten, stellte ich fest, daß die jeweils spontan ausgewählten Laubarten den auf den Photographien abgebildeten im Aussehen ähnelten, so daß in diesen Fällen ein EAM die Auswahl auslösen mag.

Die Tatsache, daß eingewöhnte Colobiden, wenn man ihnen unbekannte Zweige und noch nie gereichte Ersatzfuttermittel anbietet, stets zuerst die Zweige nehmen, läßt auf das Vorhandensein eines Auslösemechanismus schließen, den Tembrock (1968) erworbenen gestaltbildenden Mechanismus nennt: über die Zwischenstufe der Kenntnis vieler Zweigsorten mag sich durch einen aus der Gestaltpsychologie her bekannten Mechanismus des Zentralnervensystems aus der Fülle der einzelnen optischen Sinnesdaten die Kenntnis von belaubten Zweigen schlechthin entwickelt haben. Daher können Blätterfresser unbekanntes Laub als Nahrung erkennen, das sie unbekanntem Ersatzfutter vorziehen. Am Anfang des gestaltbildenden Lernprozesses steht, sollte diese Hypothese den tatsächlichen Verhältnissen entsprechen, die Nachahmung älterer Gruppenmitglieder durch das Jungtier.

Abschließend zu diesem Problem seien Beobachtungen angeführt, die mich vermuten lassen, daß den Colobiden die Kenntnis ihrer natürlichen Nahrung angeboren ist. In Blätterfressergruppen entstehen in Gefangenschaft deutlich zu verfolgende Futtertraditionen, so lernen auch Jungtiere ihre Ersatznahrung kennen. Nun bevorzugen im Zoo gehaltene Blätterfresser Ersatznahrung vor Laub, dennoch fraßen ein junger Kleideraffe und drei junge Guerezas bis zum Alter von etwa einem Jahr, wenn gleichzeitig Laub und anderes Futter angeboten wurde, im Gegensatz zu den älteren Gruppenmitgliedern fast ausschließlich Laub, während diese erst Ersatzfutter und dann dieses mit Laub abwechselnd fraßen. Ohne mich auf eine bekannte Gesetzmäßigkeit berufen zu können, kann ich mich des Eindruckes nicht erwehren, als sei das Verhalten dieser Jungtiere Ausdruck des Vorhandenseins eines AAM.

Zur Aktivierung der Verhaltensweisen im Funktionskreis der Nahrungsaufnahme sind neben der inneren Stimmungslage äußere Faktoren erforderlich. Der bedeutendste ist das Licht, wobei auch eine derart geringe Lichtmenge, wie eine Rotlichtlampe sie liefert, ausreicht, die Tiere auch nachts zur Nahrungsaufnahme zu aktivieren, wie ich bei in Berlin gehaltenen Nasen- und Kleideraffen beobachtete, über deren Käfigen während der kalten Jahreszeit derartige Lampen brennen.

Weiterhin wirkt die Witterungslage bei der Aktivierung der Nahrungsaufnahme im Freileben insofern mit, als sie den äußeren Körperzustand beeinflußt: zumindest beginnen Guerezas nach Ullrichs (1961) Beobachtungen mit der Futtersuche erst dann, wenn sie ihr Fell haben trocknen lassen; schlechtes Wetter verzögert den Beginn der Wanderung zu den Futterbäumen. Schließlich wird die Bereitschaft zum Fressen durch das Beispiel von Gruppenmitgliedern erhöht. Individuen mit großer Initiative, die Ausdruck eines größeren Appetites sein kann, stimulieren andere zu gleichem Verhalten.

Die von mir untersuchten Colobiden fressen nach der Fütterung zunächst 30 Minuten bis zu einer Stunde lang, worauf eine etwa gleichlange Periode folgt, während der die Erwachsenen ruhen, nachdem sie sich der sozialen Haut- und Fellpflege hingegeben haben. Jungtiere spielen während dieser Periode, ruhen wenig und fressen auch hin und wieder.

Nach diesem ersten Komplex folgen einander kürzere Freß- und Intermediärperioden. Im Sommer sind die letzteren länger als im Winter, da sich die Tiere während der warmen Jahreszeit nach der ersten Freßperiode zur Mittagszeit oft mehrere Stunden im Außenkäfig aufhalten, um erst am späten Nachmittag erneut im Innenkäfig intensiv zu fressen; vorher gehen sie nur kurzfristig nach innen, um jeweils einige Futterstücke zu nehmen. Im Winter halten sie sich fast ausschließlich im Innenkäfig auf, wo sie nach der ersten langen Intermediärperiode in 10- bis 30minütigen Abständen Nahrung zu sich nehmen. Die erwachsenen Tiere fressen insgesamt etwa vier Stunden am Tag, Jungtiere fressen weniger lange.

Die Tiere kommen nach der Verabreichung des Futters von den oberen Käfigbereichen, wo sie sich sonst fast ausschließlich aufhalten, auf individuell z. T. unterschiedlichen „Wechseln“ zum Futterplatz herab. Dort bleiben sie unterschiedlich lange, es bilden sich hierbei von Gruppe zu Gruppe verschiedene Gewohnheiten. Anfangs

fressen alle Individuen ihr jeweiliges Lieblingsfutter sehr spontan. Bevor dieses verzehrt ist, nehmen sie hin und wieder schon andere Futterstücke zu sich. Später ergreifen sie oft erst nach einigem Zögern ein Stück, drehen es in den Händen, betrachten es dabei, legen es manchmal wieder beiseite, um sich ein anderes, bisweilen von derselben Sorte, auszusuchen. Diese zögernde Futterauswahl ist bei Nasen- und Kleideraffen häufiger zu beobachten als bei Guerezas. Werden mehrere Laubsorten gleichzeitig zur Verfügung gestellt, erfolgt die Auswahl bei allen Arten gezielter als beim Fressen von Ersatznahrung.

Die Futterstücke werden fast ausschließlich mit der Hand ergriffen. Nasen- und Kleideraffen greifen bisweilen mit dem Fuß nach Futter, wechseln dies dann aber in die Hand über. Nie führen sie Nahrung mit dem Fuß zum Mund. Jüngere Tiere ergreifen Futter mehr spielerisch mit dem Fuß: ich beobachtete, daß das so Aufgenommene nicht gefressen, sondern nach dem Überwechseln in die Hand weggelegt wurde, und dies wurde mehrmals hintereinander wiederholt. Nie sah ich Guerezas Futter mit dem Fuß ergreifen. Nasen- und Kleideraffen halten Gegenstände zwischen Daumen und gebeugtem Zeigefinger, Guerezas zwischen den gebeugten vier Fingern und der Handfläche. Zum Halten großer Futterstücke werden beide Hände benutzt.

Zum Ende einer Freßperiode tragen auch die Tiere, die zuvor ununterbrochen am Futterplatz fraßen, Futterstücke in die oberen Käfigbereiche. Nasenaffen transportieren selten nur ein Stück, das meist in der Hand, selten im Mund gehalten wird. Oft stecken sie mehrere Futterstücke in den Mund und beladen dann eine Hand unter Zuhilfenahme der anderen mit Futter (Abb. 8). Eine Hand und beide Füße bleiben zum Klettern frei. Den Nahrungstransport zeigen Hulmans und Nasenaffen am ausgeprägtesten, seltener die Kleideraffen (Abb. 9). Nur sehr selten sah ich Guerezas mehr als ein Futterstück tragen, wobei dann eines im Mund, das andere in der Hand gehalten wurde. Mehr als ein Stück können Guerezas wegen des fehlenden Daumens nicht in der Hand halten. An ihren individuellen Sitzplätzen angekommen, halten die Tiere das zunächst nicht gefressene Futter mit den Füßen auf der Unterlage fest, von wo sie es nach und nach hervorholen. Die untersuchten Colobiden fressen grundsätzlich in Sitzhaltung. (Abb. 7 und 10), nur einmal sah ich einen Guereza in Rükkenlage fressen (Abb. 11).



Abb. 8. Nasenaffe beim Sammeln von Futterstücken zum Transport. (♂, subadult; Zoologischer Garten Berlin)

Kleine Früchte (Beeren, Kirschen, Trauben etc.) und Futterstücke bis zu Pflaumengröße (zerteilte größere Früchte, Reiskuchen u. ä.) werden entweder ganz in den Mund gesteckt oder durch mehrmaliges Abbeißen auf einmal verspeist. Große Futterstücke (Salat, Kohl, Zwiebackscheiben usw.) fressen die Tiere wie Zweige nicht auf einmal, sondern legen sie nach einigen Bissen wieder beiseite. Kirsch- und Pflaumenkerne werden ausgespien oder, wenn die Früchte durch mehrmaliges Abbeißen gefressen werden, mit den Fingern aus dem Fruchtfleisch herausgeholt und fortgeworfen. Kleine Kerne, wie z. B. von Beeren, Melonen, Äpfeln etc., verzehren die Colobiden zusammen mit dem Fruchtfleisch oder suchen und fressen sie gar gesondert. Petersilie und Mohrrübenkraut „entlauben" die Blätterfresser durch die Streifbewegung, mit der sie Zweige zu entblättern pflegen. Diese Bewegung versuchen sie bisweilen auch an großen Salat-, Kohl- und Kohlrabiblättern auszuführen. Dies mag ein Hinweis darauf sein, daß es sich beim Streifen um eine Erbkoordination handelt, die in diesem Fall am inadaequaten Objekt ausgeführt wird.

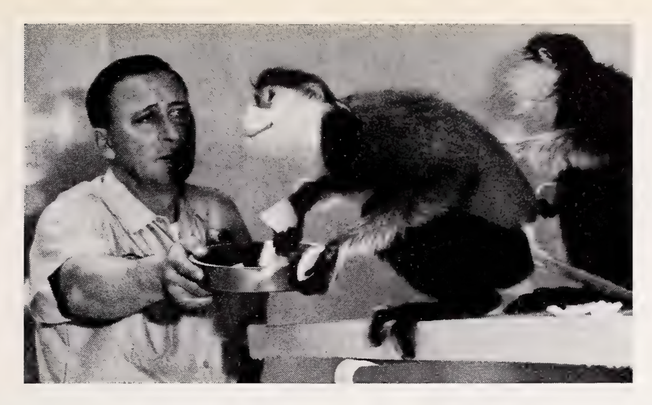


Abb. 9. Kleideraffe beim Nahrungstransport (♀, adult, mit Pfleger ROBERT GRAMS; San Diego Zoo). San Diego Zoo Photo. (Aufnahme: RON GARRISON)

Der einzige adulte Nasenaffenmann, den ich beobachten konnte, zeigte nicht das von BREHM (1925) beschriebene Verhalten, wonach ausgewachsene Männer dieser Spezies ihre Nase beim Fressen mit einer Hand beiseiteschieben sollen, um mit der anderen Nahrung in den Mund zu stecken, sondern dieses Tier schob das Futter ventral an der Nase, die erforderlichenfalls aktiv angehoben wird, vorbei in den Mund.

Beim Kauen bewegen die Blätterfresser den Unterkiefer nach SANDERSON und STEINBACHER (1957) weniger seitlich als in der Längsachse. Ich konnte beide Bewegungen beobachten, die Vor-Rück-Bewegung ist die häufigere, sie erleichtert das Zerkleinern des Futters, vor allem der Blätter, mit den Transversalkämmen der oberen Molaren. Während bei den Ruminantia wegen des oberflächlichen Kauens bei der Nahrungsaufnahme ein Wiederkauen erforderlich ist, damit durch eine geringe Partikelgröße des Mageninhaltes den Bakterien eine genügend große Angriffsfläche zur Verfügung steht, entfällt die Notwendigkeit des Wiederkauens bei den Colobiden, da diese bereits bei der Nahrungsaufnahme das Futter durch gründliche Mastikation in genügend kleine Partikel zerschroten.

SANDERSON und STEINBACHER (1957) zitieren ohne Quellenangabe die Beobachtung, wonach Nasenaffen bis zu einem gewissen Grade wiederkauen, und sie vermuten, daß die nochmals





Abb. 10 (links). Normale Körperhaltung von Colobiden bei der Nahrungsaufnahme. Guereza beim Fressen von Keimgerste. (♀, subadult; Zoologischer Garten Frankfurt) — *Abb. 11 (rechts).* Guereza beim Fressen in Rückenlage. (♀, adult; Zoologischer Garten Berlin)

durchgekaute Nahrung nunmehr nach dem Abschlucken wie Flüssigkeit unter Umgehung der ersten Magenabschnitte durch die Magenstraße direkt in den Tubus gastricus gelange. Guerezas kauen nicht wieder, wie ULLRICH (1961) und KUHN (1964) berichten, und nach AYER (1948) zeigt keine Colobidenart dieses Verhalten. Ein echtes Wiederkauen konnte ich bei keiner der von mir untersuchten Arten beobachten. Lediglich einzelne Nasenaffen beginnen gelegentlich zum Ende einer längeren Freßperiode, wenn sie gähnen oder eruktieren, zu kauen, wobei sie im Gegensatz zum Kauen bei der Nahrungsaufnahme schmatzen. Ich vermute, daß diese nur bei einigen Nasenaffen beobachtete Erscheinung als Wiederkauen gedeutet worden ist. Da ich dies nur nach der Aufnahme großer Nahrungsmengen sah, glaube ich, dieses „Wiederkauen" auf außergewöhnliche Druckverhältnisse zurückführen zu können.

Bei sehr starker Magenfüllung entsteht durch die Futtermassen und durch die gasförmigen Gärungsprodukte in kurzer Zeit ein Überdruck im Magen, so daß bei der sicher reflektorisch durch Dehnung der Magenwand ausgelösten Eruktation mit dem ausgestoßenen Gas auch eine minimale Menge des Mageninhaltes emporgerissen werden kann, die nochmals gekaut wird. Ähnlich mag es sich beim Gähnen verhalten. Die tiefe Inspiration, die mit dem Gähnen einhergeht, erzeugt im Pleuraraum einen Unterdruck, der sich auf alle Hohlorgane der Brusthöhle im Sinne einer erleichterten Füllung auswirkt (SCHEUNERT und TRAUTMANN 1957), und es ist denkbar, daß bei hohem Mageninnendruck bei starker Füllung eine geringe Menge des Inhaltes beim Gähnen in den Oesophagus gelangt, der sich durch den Unterdruck in der Brusthöhle möglicherweise geringgradig entfaltet.

Der Ructus erfolgt gehäuft zum Ende einer Freßperiode und eine kurze Zeit danach, sonst nur gelegentlich. Guerezas eruktieren durch die locker geschlossenen Lippen, wobei die Backen etwas aufgeblasen werden. Nasen- und Kleideraffen öffnen beim Ructus den Mund, und das Gas entweicht mit einem leisen, fauchenden Geräusch.

Nach der Nahrungsaufnahme nehmen die untersuchten Colobiden Ruhestellungen ein, durch die der volle Magen von außen so wenig wie möglich beengt wird: während Nasen- und Kleideraffen sonst die Beine bei der Ruhe meist eng an den Körper ziehen (Abb. 12), strecken sie sie bei dieser Gelegenheit oft aus (Abb. 13). Guerezas sitzen ohnehin sehr oft mit ausgestreckten Beinen oder liegen bei der Ruhe. Zum Ende einer Freßperiode und kurze Zeit danach erfolgen neben dem Ructus gehäuft Defäkation und Miktion, wodurch der Intraabdominaldruck wieder absinkt.

Welche Faktoren bei der Futterauswahl eine Rolle spielen, läßt sich beim Angebot unbekannter Nahrungsmittel, besonders deutlich also bei der Eingewöhnung beobachten. Neben einigen Eigenschaften des Futters selbst wirkt auch das Beispiel der Grup-



Abb. 12. Normale Ruhehaltung eines Nasenaffen. (♂, adult; Zoologischer Garten Frankfurt).
Abb. 13. Ruhehaltung eines Nasenaffen nach der Nahrungsaufnahme. (♂, subadult; Tierpark Duisburg)

penmitglieder mit. Im einzelnen sind folgende Faktoren bei der Auswahl von Bedeutung:

1. Der Geschmack. Ausschlaggebend für die Annahme eines Futtermittels ist dessen Geschmack, wobei im Gegensatz zum Laub beim Ersatzfutter erhebliche individuelle Unterschiede zu beobachten sind. Von unbekannter Nahrung wird zunächst ein Bissen gekaut. Wenn nach diesem ersten Bissen kein weiteres Stück abgebissen wird und das betreffende Tier längere Zeit diese Nahrung meidet, so läßt dieses Verhalten darauf schließen, daß der Geschmack dem Individuum nicht zusagt. Es ist zwar nicht auszuschließen, daß beim Kauen nicht nur eine Geschmacks-, sondern auch eine Konsistenzprüfung erfolgt, da aber ein Individuum unter mehreren bevorzugten Futtersorten solche der unterschiedlichsten Konsistenz gern frißt, halte ich es für ausgeschlossen, daß diese für die Bevorzugung von Bedeutung ist.

Wenn bei der ersten Prüfung eines Bissens einer unbekannten Nahrung der Geschmack als angenehm empfunden wird, frißt das Tier das begonnene Futterstück vollständig auf.

2. Das Aussehen. Die Colobiden orientieren sich vorwiegend optisch, so lernen sie ihr Futter im Laufe der Zeit vor allem dem Aussehen nach kennen. Dies wird deutlich, wenn den Tieren Verwechslungen unterlaufen, was oft während der Eingewöhnung geschieht. Manche Tiere ergreifen bisweilen eine Futterart, die optisch einer bereits gern gefressenen ähnelt. Sie legen diese Stücke nach dem Abbeißen, wenn sie den abweichenden Geschmack bemerken, wieder beiseite. Hierbei ist jedoch die Ablehnung auch auf Grund der Konsistenz nicht auszuschließen. So verwechseln einzugewöhnende Colobiden rohe Mohrrüben bzw. Kartoffeln mit gekochten sowie Kastanien mit Pflaumen.

Frischimportierte Kleideraffen nahmen nach dem Freilassen aus den Transportkisten sofort Weidenzweige auf, die sie unter zahlreichen anderen Zweigsorten, die ich ihnen bereitgelegt hatte, spontan auswählten. Sobald sie die Blätter zu kauen begannen, spieen sie sie aus. Auch hierbei handelte es sich um eine Verwechslung mit einer ihnen bekannten Pflanze, die zwar der Weide optisch sehr ähnelt, aber einen anderen Geschmack als diese hat, wie aus dem Ausspeien ersichtlich ist. Hierbei kann eine Ablehnung auf Grund der Konsistenz wohl ausgeschlossen werden, da das Laub der verschiedensten Bäume eine recht einheitliche Konsistenz besitzt. Wenige Minuten nach der anfänglichen Ablehnung fraßen die Kleideraffen dann doch das Weidenlaub, das alle mir bekannten Blätterfresser gern nehmen.

3. Die Konsistenz. Bei den beobachteten Fällen der Verwechslung von Ersatzfuttermitteln unterschieden die Tiere schon nach wenigen Malen die betreffenden Futtersorten beim Ergreifen an ihrer Konsistenz. Sie wurden dann nicht mehr in den Mund gesteckt, sondern sogleich beiseite gelegt.

4. Der Geruch. Nur selten beriechen Colobiden ihr Futter. Es ist zwar ohnehin bekannt, daß die Ausbildung der Nase beim Nasenaffen nicht etwa auf eine erhöhte Geruchsempfindlichkeit dieser Spezies zurückzuführen ist, aber die Tatsache, daß auch diese Colobidenart sich bei der Futterauswahl nicht nach dem Geruch richtet, ist ein weiteres Indiz dafür, daß die Größe der Nase nicht im Zusammenhang mit der Riechfähigkeit steht. Nur wenn Futter mit stark riechenden Medikamenten, wie z. B. Vitamin-B_{12}-Präparaten, versetzt wird, riechen die Colobiden daran und lehnen es dann ab, auch ohne daß sie solche Futterstücke geschmacklich geprüft haben.

5. Die Nachahmung. Dadurch, daß sich Gruppenmitglieder bei der Nahrungsaufnahme genau beobachten (Abb. 14) und einander nachahmen, entstehen Futtertraditionen, die in einer Sozietät die zunächst bestehenden individuellen Unterschiede teilweise verwischen. Während Futtertraditionen unter adulten Tieren nur durch Beobachtung entstehen, bilden sie sich in Gruppen, die auch Jungtiere enthalten, auch dadurch, daß die Erwachsenen den Juvenilen und letztere einander Nahrung aus der Hand nehmen und fressen.



Abb. 14. Beobachtung eines fressenden Nasenaffen durch Gruppenmitglieder. (Zoologischer Garten Berlin)

Besonders deutlich wurde mir die Annahme von Futter durch Nachahmung vor Augen geführt, als zwei Nasenaffengruppen mit sehr unterschiedlichen Nahrungsgewohnheiten zusammengesetzt wurden. Binnen zweier Tage fraßen die neu hinzugekommenen Tiere alles, was die alteingesessenen nahmen. Diese jedoch ahmten die neuen nicht nach, obwohl die hinzugesetzten Tiere ihre alten Bevorzugungen z. T. beibehielten.

W. C. O. Hill (1964) berichtete von einem Nasenaffen, der als Haustier gehalten wurde und freiwillig die ungewöhnlichsten Nahrungsmittel aufnahm. Zum großen Teil handelte es sich um solche, die der Besitzer zu sich nahm, so daß der Nasenaffe den — möglicherweise als Sozialkumpan fungierenden — Menschen nachahmte und neben vielen Obst- und Gemüsesorten, Eier, Brathähnchen, Speck, Würstchen und Schokolade fraß! Daneben wählte er sich frisch getötete Vögel und Insekten frei aus. Trotz der Aufnahme dieser unnatürlichen Nahrung sah das Tier nach vier Monaten völlig gesund aus. Da der Nasenaffe nach Eingeborenenart an einer sehr langen Leine gehalten wurde, hatte er die Möglichkeit, in Bäume zu klettern, und ich vermute, daß er neben der ungewöhnlichen Ersatznahrung auch Laub zu sich nahm.

E. Ethogenese der Nahrungsaufnahme

Neben dem Klammerreflex ist das Saugen die erste angeborene Verhaltensweise, die von Geburt an ausgeübt wird. Die einzigen neugeborenen Colobiden, die ich beobachten konnte, waren zwei Guerezas. Diese suchten nach den Zitzen, indem sie, wenn die Mütter saßen, in deren Bauchfell umherkletterten und mit dem Kopf Suchbewegungen ausführten. Nach wenigen Tagen gingen sie von der Orientierung nach taktilen Reizen auf die optische über und fanden die Zitzen nun gezielt. Diese beiden Tiere saugten in den ersten Lebenswochen durchschnittlich alle 60 bis 90 Minuten jeweils $1^1/_2$ bis 5 Minuten lang. Dies entspricht der Beobachtung Kirchshofers (1960), die sie an einem im Zoologischen Garten Frankfurt geborenen Guerezakind machte. Während die Mutter





Abb. 15 (links). Weißschwanzguereza beim Saugen. (♂, 5 Wochen; Zoologischer Garten Berlin) — *Abb. 16 (rechts).* Nasenaffe beim Saugen. (♀, 3 Monate; Zoologischer Garten Frankfurt)

dieses Tieres dem Kind bei Versuchen, in kürzeren Intervallen zu saugen, die Brust entzog, ließen die Mütter der von mir beobachteten Guerezas ihre Kinder immer saugen, wenn diese das Verlangen danach zeigten.

Im Gegensatz zu dem Frankfurter Jungtier, das im elften Lebensmonat nur zu zwei regelmäßig wiederkehrenden Saugzeiten um 13 und 19 Uhr beim Trinken beobachtet wurde, tranken die von mir beobachteten Guerezajungen nicht zu bestimmten Tageszeiten, sondern in allen Ruhepausen, die sie bei den Müttern sitzend verbringen, saugen sie auch, 5- bis 8mal täglich. Somit bleibt während der gesamten Säugezeit von ca. 13 Monaten die gleiche Saughäufigkeit wie in der ersten Zeit nach der Geburt bestehen.

Das Jungtier, das Kirchshofer beobachtete, trank im elften Monat nur an der rechten Zitze, ein von Ehmler (1966) beobachtetes Guerezakind saugte vom dritten Lebensmonat an nur noch an der rechten Brust. Er sah auch junge Brillenlanguren und Hulmans von der fünften bzw. sechsten Woche an nur an der rechten Zitze saugen. Ich konnte dieses Verhalten bei den im Zoologischen Garten Berlin geborenen Guerezas nicht beobachten. Diese Tiere saugten an beiden Zitzen gleich häufig, ebenso zwei 3 bzw. 17 Monate alte Nasenaffen des Zoologischen Gartens Frankfurt. Bei einem jungen Kleideraffen jedoch konnte ich eine ähnliche Beobachtung machen wie Ehmler an anderen Colobiden: dieses Tier trank im Alter von drei Monaten, als der Zoologische Garten Berlin ihn erhielt, vorwiegend an der linken Zitze, und bis zum Alter von etwa einem Jahr, als die Milchproduktion der Mutter allmählich zurückging, saugte das Junge zwar an beiden Zitzen, bevorzugte aber die linke, deren zugehöriger Drüsenkomplex sichtlich stärker entwickelt war.

Zwar ist bei Guerezas und beim Kleideraffen bis zum Alter von etwa einem halben Jahr die Muttermilch die Hauptnahrung, jedoch beginnen die Jungtiere schon früher mit der Aufnahme fester Nahrung. Ich beobachtete, daß zwei Guerezas bereits am sechsten Lebenstag Interesse für am Boden liegende Futterstücke zeigten und danach zu greifen versuchten. In stärkstem Maße wurde ihr Interesse durch Futter in den Händen der Tiere erregt, die die Jungtiere jeweils trugen — Guerezakinder werden wie einige andere junge Colobiden nicht nur von ihren Müttern getragen (Wackernagel 1962, Jay 1964, Ehmler 1966) — und die Jungen greifen oft nach diesen Futterstücken. Jedoch lassen sich, wie auch Ehmler berichtete, die adulten Tiere nichts aus der Hand nehmen.

Ich konnte Ehmlers Beobachtungen bestätigen, wonach Guerezas zwischen der fünften und sechsten Lebenswoche erstmals feste Nahrung fressen, während sie zuvor nur in Futterstücke hineinbeißen, ohne von ihnen etwas abzubeißen. Bis zum zweiten Monat beugen sie sich zum Futter hinab und nehmen es mit dem Mund auf (Abb. 17), um es danach in die Hände zu nehmen und davon abzubeißen. Vom zweiten Lebensmonat an gehen sie dazu über, das Futter mit der Hand aufzunehmen, und vom dritten Monat an wird zum Ergreifen ausschließlich die Hand benutzt. Auch junge Nasenaffen und das Kleideraffenjungtier ergriffen vom dritten Monat an — jüngere Tiere der letztgenannten Spezies konnte ich nicht beobachten — Futter nur mit der Hand. Bei allen beobachteten Arten ist das Fressen der Jungtiere bis zum sechsten Monat mehr ein Naschen: sie fressen nur wenige Sekunden von einem Futterstück und tollen zwischendurch viel umher.



Abb. 17. Junger Weißschwanzguereza bei der Aufnahme von Futter mit dem Mund. (♂, 5 Wochen; Zoologischer Garten Berlin)

Während junge Guerezas bei Versuchen, Erwachsenen Futter aus der Hand zu nehmen, von diesen angedroht oder gar angegriffen werden und daher solche Versuche bald unterlassen, gelang es dem jungen Kleideraffen, einem adulten Weibchen trotz Abwehr Futterstücke zu entreißen. Er tat dies fast ausschließlich im Spiel, selten nur fraß er die entrissenen Stücke. Seine Mutter ließ sich nichts fortnehmen, obwohl das Jungtier dies mit Ausdauer versuchte.

Im Gegensatz zu den adulten bevorzugen junge Guerezas sowie der mir als einziges Jungtier dieser Spezies bekannte Kleideraffe bis zum Alter von einem Jahr Laub vor Ersatznahrung. Während des ersten Lebensjahres entlauben Jungtiere Zweige nur durch Abbeißen der Blätter. Bis zum Alter von zwei Jahren rupfen sie dann auch Blätter mit der Hand ab. Als letzte Entlaubungsweise tritt im Alter von etwa zwei Jahren bei allen untersuchten Arten das Abstreifen auf.

V. Sozialverhalten bei der Nahrungsaufnahme

Beim Fressen sitzen die untersuchten Colobiden oft in geringer Entfernung voneinander und zeigen keine Aggressivität gegeneinander. Lediglich adulte Guerezamänner vertreiben bisweilen Gruppenmitglieder, wenn das Futter nur auf einer eng begrenzten Stelle angeboten wird, was jedoch nur im Experiment geschah. Es gibt keinen Streit um Futter, auch versuchen stärkere Tiere nicht, schwächere von ihren individuellen Ruheplätzen zu vertreiben, an denen sie dorthin transportiertes Futter zu fressen pflegen. Während sich adulte Tiere bei der Nahrungsaufnahme indifferent gegeneinander verhalten, nehmen sie juvenilen und diese einander Futter aus der Hand. Ausnahmsweise lassen sich Erwachsene von Jungtieren etwas fortnehmen.

In Nasenaffengruppen, bei denen ich dieses Verhalten wegen der zahlreichen juvenilen Tiere besonders gut beobachten konnte, besteht eine ausgeprägte Rangordnung nur unter Jungtieren und auch bei diesen fast ausschließlich im Funktionskreis der Nahrungsaufnahme. Die soziale Stellung eines Individuums ist im allgemeinen direkt proportional zur Körpergröße und somit zum Alter. Von dieser Regel können junge Männchen abweichen, die, wenn sie über vier Jahre alt sind, bisweilen über ältere juvenile Weibchen dominieren. Ranghöhere Tiere nehmen den unterlegenen das Futter oft unter aggressivem Verhalten fort, letztere entziehen sich dem Wegnehmen durch Flucht, und viele lassen das Futter fallen, bevor der Verfolger sie erreicht hat. Einzelne Tiere, die offenbar die Zwecklosigkeit der Flucht erkannt haben, legen ein ergriffenes Futterstück sofort beiseite, wenn sie bei einem ranghöheren die Intention bemerkten, ihnen das Futter wegzunehmen. Auch adulte Tiere nehmen jüngeren Tieren, allerdings ohne aggressives Verhalten, Nahrung aus der Hand. Das Wegnehmen erfolgt nicht bei großem Appetit zu Beginn einer Freßperiode, sondern meist zu deren Ende, wenn einzelne Tiere bereits gesättigt auf ihren Ruheplätzen sitzen. Diese nehmen, wenn rangniedrigere Individuen in ihre Nähe kommen, Futter fort, oft, ohne es dann auch zu fressen. Daher ist dies zumindest teilweise als Spielverhalten aufzufassen.

VI. Flüssigkeitsaufnahme

Bei der Aufnahme von Flüssigkeit, die wie festes Futter zur Nahrung in weitgefaßtem Sinn zu zählen ist, bestehen Unterschiede zwischen den Guerezas einer- und den Nasen- und Kleideraffen andererseits. Freilebende Guerezas suchen den Boden außerordentlich selten auf, sie decken ihren Flüssigkeitsbedarf, indem sie die Feuchtigkeit, die Nebel und Regen auf Blättern und Zweigen hinterlassen, auflecken, wie Ullrich (1961) beobachtete. Nach Schillings (1905) sollen sie auch Wasser, das sich in Baumhöhlungen gesammelt hat, trinken.

Colobus guereza trinkt in Gefangenschaft nicht aus den üblichen Trinkgefäßen. Auch lecken diese Guerezas selten Wassertropfen auf, so daß ich annehme, daß ihr Flüssigkeitsbedarf durch die in der Ersatznahrung reichlicher als im Laub enthaltene Feuchtigkeit gedeckt wird. *Colobus polycomos* dagegen trinkt bisweilen, wie andere Affen, aus Trinknäpfen, ebenso alle mir bekannten asiatischen Colobiden. Sie erhalten entweder Wasser oder mit Traubenzucker sowie Vitamin- und anderen Präparaten versetzten Tee. Auch lecken sie Wassertropfen auf.

Das Appetenzverhalten wird durch den Anblick glatter, spiegelnder Flächen von der Größe eines Tropfens bis zum trockenen, aber reflektierenden Käfigboden ausgelöst: diese optischen Reize führen bei Durst zu Annäherung und Lecken. Daß Durst der Antrieb hierbei ist, fand ich bestätigt, indem die Tiere sofort zu trinken begannen, wenn ich ihnen bei diesen Gelegenheiten Wasser bzw. Tee gab. Eingewöhnte Tiere sprechen auf den Anblick des ihnen bekannten Trinkgefäßes an. Das Appetenzverhalten setzt sich aus drei Komponenten zusammen: der Annäherung an die Trinkstelle, einem je nach Grad der Vertrautheit m. o. w. intensiven Sichern und der Einnahme spezifischer Körperhaltungen.

Die meisten Wildtiere sichern, bevor sie trinken. Das erklärt sich wohl daraus, daß bei der Flüssigkeitsaufnahme nur ein kleiner Ausschnitt aus der Umwelt überblickt werden kann, weshalb das Trinken im Freileben mit erhöhter Gefahr verbunden ist. Auch in Gefangenschaft trinken selbst Tiere, die sich längst eingelebt haben und zahm sind, nur nach einem, wenn auch kurzem, Umherschauen, und sie sind bei dieser Gelegenheit sehr schreckhaft.

Meist trinken die Schlankaffen, indem sie sich aus der Sitzhaltung oder dem Stand bis zur Bauchlage herabbeugen, wobei die Hände in Schulter- bis Kopfhöhe aufgesetzt werden (Abb. 18). Seltener trinken sie aus dem Stand, indem sie sich lediglich mit dem Oberkörper herabbeugen. Bei der Annäherung des Mundes an die Flüssigkeitsoberfläche wird die Zunge leicht hervorgestreckt. Sobald sie den Tee oder das Wasser berührt, werden die Lippen eingetaucht, und die consummatory action besteht darin, daß das Tier bis zu einer Minute lang saugend trinkt. Hierbei heben adulte Nasenaffenmänner die Nase aktiv vom Flüssigkeitsspiegel ab. Wie bei der Nahrungsaufnahme wirkt auch beim Trinken das Beispiel eines Gruppenmitgliedes stimulierend auf andere zu gleichem Verhalten. Nach dem Trinken begeben sich die Tiere sofort wieder in die oberen Käfigbereiche, wo sie die etwa noch am Mund verbliebenen Tropfen durch vertikale Wischbewegungen mit dem Kopf am Gitter o. ä. entfernen. Nie werden hierzu die Hände benutzt. Dieses Verhalten entspricht nach meinen Beobachtungen dem der anderen Altweltaffen einschließlich der Menschenaffen.



Abb. 18. Kleideraffe beim Trinken. (♀, adult; Zoologischer Garten Basel)

Eimerl und DeVore (1966) stellen in der Legende zu einer Photographie die Behauptung auf, der Nasenaffe schöpfe Wasser mit der Hand, um es auf diese Weise zu trinken. Auf dieser Photographie ist ein Nasenaffe abgebildet, der trinkt, wobei er sich mit einer Hand und beiden Füßen an einem im Wasser stehenden Baumstamm festhält. Obwohl es den Anschein hat, als schöpfe der Affe mit der freien Hand Wasser, halte ich die Behauptung der Autoren für eine



Abb. 19. Junger Weißschwanzguereza in Miktions- und Defäkationshaltung. (♂, 11 Wochen; Zoologischer Garten Berlin)

Fehlinterpretation, da der Nasenaffe einerseits die Lippen an der Wasseroberfläche hält und da ich andererseits Nasenaffen nie habe Wasser mit der Hand schöpfen sehen. Selbst vom Rand der Wanne, die ich ihnen an sehr warmen Tagen zum Baden zur Verfügung stellte, beugten sie sich, wenn sie lediglich aus ihr tranken, mit dem Kopf weit herab, um mit dem Mund zu trinken, obwohl es bequemer gewesen wäre, mit einer Hand Wasser zu schöpfen.

VII. Miktion und Defäkation

Freilebende Weißschwanzguerezas setzen zu jeder Tageszeit Harn und Kot ab, wobei Ullrich (1961) geschlechtstypische Unterschiede feststellte: Männchen heben bei der Miktion das rechte Bein leicht an, während die Weibchen breitbeinig sitzend Harn absetzen, wobei dieser über das Schwanzfell läuft. Durch das unterschiedliche Verhalten bleiben die Schwänze der männlichen Tiere weiß, während die der Weibchen gelb werden. Die unterschiedliche Schwanzfärbung ist durch Farbfotografien belegt. Ich konnte weder bei der von Ullrich beobachteten Unterart, *Colobus guereza caudatus*, noch an *C. g. abyssinicus* noch an Bastarden zwischen beiden noch bei *C. polyomos angolensis* geschlechtsunterschiedliches Miktionsverhalten feststellen.

Guerezas, Nasen- und Kleideraffen setzen in gleicher Körperhaltung Harn und Kot ab: die Hände, die in der Ruhehaltung nicht auf der Unterlage aufliegen, werden hierbei außen neben den Füßen aufgesetzt, und der Schwanz wird leicht angehoben (Abb. 19), so daß das Schwanzfell genügend weit von den Exkrementen entfernt ist, um nicht durch sie verschmutzt zu werden. Unterschiede zwischen den Arten bestehen im Miktionsverhalten der Männchen: bei Guerezas bleibt der Penis erschlafft, während er bei Nasen- und Kleideraffen halb erigiert wird. Bezeichnenderweise fand ich bei den letztgenannten Arten das sog. „Wachesitzen" der Männer mit teilweise bis vollständig erigiertem Penis, wie Wickler (1966) es beschrieben und untersucht hat, nicht aber bei Guerezas.

Die Defäkation geht meist mit Miktion einher, letztere kann auch gesondert erfolgen, Weibchen harnen fast nur im Zusammenhang mit dem Kotabsatz. Die Abgabe der Stoffwechselendprodukte ist zu jeder Tageszeit zu beobachten, sie erfolgt regelmäßig morgens nach dem Erwachen, nach ausgiebigen Mahlzeiten und nach längeren Ruhepausen während des Tages, auch nachts setzen die Tiere Harn und Kot ab. Der Harn gleicht in Aussehen und Konsistenz dem anderer Primaten. Der Kot gesunder Colobiden ist dunkelbraun bis schwarz und besteht aus mehreren Ballen, die in Form und Konsistenz denen kleiner Wiederkäuer gleichen.

VIII. Das Temperament der Colobiden

Viele Autoren heben das ruhige Wesen der Blätterfresser hervor, das sie von den Meerkatzenartigen unterscheidet. Ihr stilles Temperament wird mit ihrer Ernährungsweise erklärt.

Sanderson und Steinbacher (1957) sowie Fiedler und Wendt (1967) meinen, daß die Colobiden lange Ruhepausen benötigen, damit die Laubmassen, die zwar leicht zu erlangen sind, von denen aber wegen des geringen Nährwertes große Mengen aufgenommen werden müssen, aufgeschlossen und verwertet werden können. Das Verhalten gefangener Colobiden nennt Ehmler (1966) „unäffisch", da sich diese Tiere „nie schneller als unbedingt nötig" bewegen oder „gar Freude am Klettern oder Springen" zeigen. Sánál (1892) beschreibt im zoologischen Garten gehaltene Nasenaffen als langsam und lethargisch; nur zur Fütterung würden sie lebhafter.

Im Gegensatz zu der allgemein vertretenen Meinung, daß die Colobiden ruhige Tiere seien, ist W. C. O. Hill (1964) der Ansicht, daß die Languren in ihrer natürlichen Umgebung „sehr aktive Affen" sind, da sie, um genügende Nahrungsmengen zu sich nehmen zu können, weite Waldstrecken zu durchstreifen hätten. Wegen dieser natürlichen Aktivität seien große Käfige eine notwendige Voraussetzung für eine erfolgreiche Haltung.

Bei den meisten Säugetieren stellt die Nahrungssuche die Hauptaktivität dar, und je nach der Ernährungsweise ist hierbei ein mehr oder weniger großer Bewegungsaufwand erforderlich. Die meisten Primaten sind vielseitige Pflanzenfresser, die in geringerem Maße auch Insekten, Kleinvögel und -säuger zu sich nehmen. Auf der Suche nach einer derartigen Nahrungsvielfalt müssen sich diese Affen wesentlich mehr bewegen als die Blätterfresser, die, an ihren Futterbäumen angekommen, sich nur noch wenig bewegen müssen.

Zwar teile ich die oben erwähnte Meinung, daß das Temperament der Affen — und ebenso anderer Tiere — in Zusammenhang mit der jeweiligen Ernährungsweise zu sehen ist, aber ich halte die Begründung von FIEDLER und WENDT (1967), den Colobiden sei ein ruhiges Wesen eigen, da „das unruhige Temperament der Meerkatzenartigen . . die erforderliche Verdauungsruhe stören" würde, für zu vordergründig, als daß sie als Erklärung zutreffen könnte. Diese Autoren übersehen einerseits, daß auch die Cercopithecidae ausgiebige Ruhepausen halten — dies geht aus allen Freilandbeobachtungen hervor — andererseits das physiologische Faktum, daß bei allen Tieren die Verdauung vorwiegend während der Ruhe, unter Parasympathicotonus, erfolgt, wenn der Organismus nach außen kaum Aktivität entfaltet. Dies ist gerade bei den Meerkatzenartigen um so mehr erforderlich, als bei ihnen der Nahrungsaufschluß in weit größerem Maße als bei den Blätterfressern eine Eigenleistung des Organismus ist. Denn bei den Colobiden erfolgt der Aufschluß des Futters durch die symbiontisch im Magen lebenden Bakterien, die, um ihre Funktion ausüben zu können, sicherlich nicht der Ruhe des Wirtsorganismus bedürfen! Die Blätterfresser ruhen aber ebenso wie andere Tiere, wenn bei Magenfüllung und bestimmtem Blutzuckerspiegel über das koordinierende „Sättigungszentrum" im Hypothalamus die Nahrungsaufnahme beendet wird, und sie ruhen, solange nicht andere Stimmungen oder Außenreize neue Aktivität induzieren. Den Zusammenhang zwischen Temperament und Ernährungsweise sehe ich nicht in einer Korrelation zwischen Bewegungsdrang und Verdauung — diese verhalten sich bei allen Tieren stets umgekehrt proportional zueinander — sondern in einer engen Beziehung zwischen dem jeweiligen Appetenzverhalten zur Nahrungsaufnahme und dem dabei aufgewandten Maß an Bewegung. Zum Vergleich seien die Caniden einerseits und auf der anderen Seite die Feliden angeführt.

Zwischen diesen beiden Carnivorenfamilien besteht ein Unterschied im Appetenzverhalten beim Nahrungserwerb insofern, als die ersteren ausdauernd und lange in ihren Territorien umherstreifen und ihrer Beute über längere Strecken nachjagen, während die Feliden höhere Aktivität lediglich in der Endphase des Appetenzverhaltens entfalten, das im übrigen zum großen Teil aus langsamem Beschleichen und Lauern besteht.

Die Vermutung einer genetischen Kopplung zwischen Bewegungsdrang und Appetenzverhalten im Funktionskreis der Nahrungsaufnahme drängt sich dem Beobachter gefangener Individuen beider Vertreter auf: Caniden bewegen sich auch ohne äußeren Antrieb stundenlang, aus welchem Verhalten man sicher nicht zu Unrecht auf einen hohen Bewegungsdrang schließen darf, Feliden hingegen bewegen sich ohne Außenreiz erheblich seltener, weshalb ich bei diesen einen geringeren endogenen Bewegungsantrieb vermute.

Ähnlich beurteile ich das Verhalten gefangener Cercopithecidae und Colobidae: erstere gehören dem „Candiden-", letztere dem „Felidentypus" in Hinsicht auf Bewegungsdrang an. Adulte Blätterfresser sind zwar nicht so „unäffisch" wie EHMLER (1966) behauptet, aber sie sind, zumindest in Gefangenschaft, nicht derart aktiv wie die Meerkatzenartigen, junge Colobiden dagegen stehen den Jungtieren anderer Affen an Bewegungsfreude nicht nach. Auch sie tollen den größten Teil des Tages umher und sie veranlassen oft durch Aufforderung zum Spiel Erwachsene zu Aktivität.

IX. Pathologie und Therapie

Über Erkrankungen freilebender Colobiden, wie überhaupt der meisten Wildtiere, ist nur sehr wenig bekannt. SCHULTZ (1942) stellte bei etwa 25 % der in Freiheit erlegten Nasenaffen verheilte Frakturen der Extremitätenknochen fest, und KUHN (1964) fand in den Mägen aller in ihrer Heimat getöteten Stummelaffen *Trichuris* als einzigen Enteroparasiten.

An Hand eines umfangreichen Untersuchungsmaterials konnte W. C. O. HILL (1964) feststellen, daß bei gefangenen Blätterfressern etwa 50 % der Todesfälle durch Erkrankungen des Verdauungstraktes verursacht werden. Am häufigsten erfolge der Tod durch akute Tympanie, durch Amöben oder Helminthen bedingte ulcerative Gastro-enteritiden und durch Darmverlagerungen. Prädisponierend für die akute Tympanie, die nach HILL die Ursache der zahlreichen plötzlichen Todesfälle ist, bei denen keinerlei Sektionsbefunde erhoben werden können, wirkt die reichliche Aufnahme von solchen Kohlenhydraten, die für die Colobiden ungewöhnlich sind, und die reichlich in gekochtem Reis, Nüssen, Yamswurzeln usw. enthalten sind. Weiterhin sei die zu geringe Bewegungsmöglichkeit der Tiere ein prädisponierender Faktor, wenn sie in zu kleinen Käfigen gehalten werden. Als Prophylaxe der Tympanie empfiehlt HILL die Verabreichung einer großen Menge natürlicher Nahrung und die Haltung in großen Käfigen Als Therapie könne man den Magen trokarieren, er gibt jedoch zu, selbst nie gewagt zu haben, diese drastische Maßnahme zu ergreifen!

EDNA HEUBLEIN, die Herausgeberin von San Diego ZOONOOZ, teilte mir mit, daß der Mann des ersten Nasenaffenzuchtpaares außerhalb Indonesiens sowie das erste Jungtier dieses Paares an Cryptococcose gestorben sind; bei einem Kleideraffen, der 43 Tage im Zoo von San Diego gelebt hatte, wurden Lungenmilben als Todesursache festgestellt.

Als häufigste Gesundheitsstörungen beobachtete ich bei den im Zoologischen Garten Berlin gehaltenen Blätterfressern Diarrhöe und Inappetenz. Durchfall war vor allem bei Nasen- und Kleideraffen in den Wintermonaten ein Dauerzustand, als noch kein Laubvorrat eingefroren wurde. Seit im Sommer geschnittene Zweige zunächst tiefgefroren und danach im Kühlraum gelagert werden und im Winter nach dem Auftauen den Colobiden verabreicht werden, ist die Diarrhöe selten geworden. Daraus kann geschlossen werden, daß bei nicht bakterell bedingtem Durchfall die weiche Kotbeschaffenheit durch das Fehlen von Ballaststoffen bedingt ist, die reichlich im Laub, nicht aber der Ersatznahrung vorhanden sind; Diarrhöen bei Mangel an unverdaulichen Ballastsubstanzen sind von der Krallenaffenhaltung (WENDT 1967) und der Ernährung der Rinder (KELLNER und BECKER 1966) her bekannt. Um den Anteil an diesen Stoffen im Colobidenfutter zu erhöhen, wird die Ersatznahrung dieser Affen im Zoologischen Garten Berlin mit pulverisierter Eichenrinde versetzt.

Bei heftigem Durchfall werden mit Erfolg Breitbandantibiotika verabreicht, so daß anzunehmen ist, daß eine derartige Erkrankung bakteriell bedingt ist. Zwar können Medikamente oral, über das Futter, gegeben werden, sicherer aber ist die parenterale Applikation; hierbei wird auch eine Störung der bakteriellen Magenflora vermieden.

Durchfall geht meist ohne Inappetenz und andere Störungen des Allgemeinbefindens einher. Inappetenz ist meist Folge einer Aufregung und tritt z. B. auf, wenn Tiere in eine fremde Umgebung versetzt werden oder wenn unbekannte Personen einzugewöhnende Tiere in der Quarantänestation besichtigen, da solche Affen nur an den Anblick eines oder weniger Menschen gewöhnt sind. Schließlich kann eine mehrtägige Appetitlosigkeit nach dem Tode eines Gruppenmitgliedes beobachtet werden.



Abb. 20. Beidseitige Konjunktivitis bei einem Kleideraffen. Gesicht vom Reiben kotverschmiert. (♀, adult; Zoologischer Garten Berlin)

Alle importierten Colobiden sind mit Enteroparasiten befallen, bei allen Nasen- und Kleideraffen fand sich *Trichuris,* bei ersteren wurde außerdem gelegentlich Hakenwurmbefall diagnostiziert. Da sich unter Gefangenschaftsbedingungen durch die Berührungsmöglichkeit der Tiere mit dem Kot das im Freileben zwischen Wirt und Parasit bestehende biologische Gleichgewicht zugunsten des letzteren verschieben kann, werden frischimportierte Colobiden nach einer Kotuntersuchung mit Anthelminthika behandelt. Gegen *Trichuris* wird mit gutem Erfolg Dekelmin® subkutan verabreicht. Die nach etwa zehn Minuten bei manchen Individuen eintre-

tenden schweren Allgemeinstörungen — Schwäche, taumeliger Gang, Apathie — gehen innerhalb von zwei Stunden ohne Nachwirkungen vorüber. Gegen Hakenwürmer wird, ebenfalls erfolgreich, Concurat® oral gegeben.

Bei Nasen- und Kleideraffen beobachtete ich eine Konjunktivitis (Abb. 20). Diese trat nur bei Tieren auf, die in den kleinen Quarantänekäfigen lebten, in denen trotz gründlicher Reinigung ein häufiger Kontakt der Hände mit Kot unvermeidlich ist. Die Konjunktivitis kam wahrscheinlich durch eine allen mir bekannten asiatischen Colobiden eigene Bewegung zustande, bei der sie mit der medialen Handkante über das Gesicht wischen. Ist die Hand mit Kotpartikeln und somit auch mit Bakterien behaftet, gelangen diese durch die Wischbewegung in das Gesicht, und bei Besiedlung der Bindehaut kann eine akute Konjunktivitis die Folge sein. Diese tritt meist zunächst einseitig auf, in einem Fall wurden beide Konjunktiven gleichzeitig betroffen, in einem weiteren blieben die Erscheinungen auf ein Auge beschränkt. Innerhalb von drei Tagen kommt es zum beinahe vollständigen Lidschluß. Es setzt starker Tränenfluß ein, und die Tiere reiben häufig mit der Handwurzel über das betroffene Auge und das ganze Gesicht, so daß innerhalb von fünf Tagen auch die Bindehaut des anderen Auges erkranken kann. Die Erscheinungen beginnen am zuerst befallenen Auge am vierten Tag zurückzugehen, die Lider sind bis zum fünften, spätestens bis zum elften Tag wieder geöffnet. Am zweiten Auge verläuft die Konjunktivitis schneller, sie dauert hier maximal fünf Tage. Diese Erkrankung verläuft ohne Allgemeinerscheinungen und heilt ohne Behandlung.



Abb. 21. Petechiale Blutungen in der Pars pylorica des Magens eines unter den Erscheinungen der Tympanie gestorbenen Kleideraffen. 1: Pars pylorica mit Petechien. 2: Tubus gastricus. 3: Magenstraße.

In der Zeit, während der ich die Colobiden im Zoologischen Garten Berlin beobachtete, starben, außer durch Transportfolgen, drei Nasen- und zwei Kleideraffen, von denen einer nachts starb, so daß die vorangegangenen Erscheinungen nicht beobachtet wurden.

Die Nasenaffen zeigten stets *vor* der Fütterung Apathie, nahmen ungewöhnliche Ruhestellungen ein, hatten einen aufgetriebenen Leib und erbrachen mehrmals. Bei der Fütterung wurden dann zwar einige Futterstücke in den Mund gesteckt, aber wieder ausgespieen. Daraufhin erbrachen die Tiere erneut. Wenn sie eingefangen wurden, waren sie sehr schwach, apathisch und durch das Erbrechen eksikkotisch. Trotz Gaben von Plasmaersatzflüssigkeit und Effortil® und freiwilliger Aufnahme größerer Teemengen starben alle innerhalb von sieben Stunden nach dem Auftreten der ersten Symptome.

Die Kleideraffen erkrankten *nach* der Nahrungsaufnahme. Das Tier, das ich sterben sah, hatte noch in normaler Weise gefressen. Drei Stunden später beobachtete ich bei ihm Apathie und Tympanie. Es wurde versucht, das Gas durch eine eingeführte Schlundsonde zu entfernen, es entwich aber nur eine geringe Menge, und das Tier starb, nachdem eine Atemlähmung eingetreten war.

Die gestorbenen Tiere wurden z. T. von Herren Dr. H. S. Raethel im Landesveterinäruntersuchungsamt Berlin (Direktor: Veterinärdirektor Prof. Dr. E. Hellmann), z. T. im Institut für Veterinärpathologie (Direktor: Prof. Dr. W. Renk) obduziert. Alle unter den Erscheinungen einer Tympanie gestorbenen Tiere wiesen in der Pars pylorica des Magens petechiale Blutungen auf (Abb. 21), bei einem Individuum wurde zusätzlich eine Schwellung der regionalen Lymphknoten festgestellt. Ein Tier wies zudem eine geringgradige Gastro-enteritis auf.

Nach diesen Todesfällen, von denen sich vier nach starken Kälteeinbrüchen ereigneten, wurden über den Käfigen der Nasen- und Kleideraffen Infrarotlampen installiert. Danach erkrankten noch einzelne Nasenaffen an Tympanie; da alle früheren Therapieversuche erfolglos geblieben waren, wurde darauf verzichtet, die Tiere durch Herausfangen weiter zu schwächen. Sie erhielten Paspertin® und Doxycyclin® über die Tränke. Alle erkrankten Tiere erholten sich innerhalb weniger Tage. Die meisten Erkrankungen und Todesfälle ereignen sich innerhalb zweier Jahre nach dem Import, wie auch aus der Aufstellung W. C. O. Hills (1964) hervorgeht. Nach dem Überstehen dieser kritischen Zeit starben Colobiden nur selten an Erkrankungen des Verdauungstraktes.

X. Händigkeit

Die Bevorzugung einer Hand kann an der Häufigkeit, mit der die Affen Futter mit der rechten bzw. linken Hand ergreifen, festgestellt werden. Alle von mir beobachteten Tiere bevorzugen in individuell unterschiedlich starker Ausprägung *eine* Hand. Unter ihnen befinden sich etwa gleich viele Rechts- wie Linkshänder. Kein Individuum benutzt ausschließlich die rechte bzw. linke Hand zum Ergreifen von Nahrung. Zum Halten größerer Futterstücke benutzen Jungtiere häufiger als Erwachsene beide Hände.



Abb. 22. Gebrauch einer Hand beim Fressen kleiner Futterstücke. (♀, adult; Zoologischer Garten Berlin). — *Abb. 23.* Gebrauch beider Hände beim Fressen großer Futterstücke. (♂, subadult; Tierpark Duisburg)

Die Händigkeit ist nicht durch Nachahmung bedingt: in einer Kleideraffengruppe waren alle Erwachsenen Rechtshänder, das Jungtier dagegen war Linkshänder. Inwieweit Vererbung eine Rolle spielt, entzieht sich mangels Kontrollmöglichkeit einer genügend großen Zahl von verwandten Tieren mehrerer Generationen meiner Kenntnis.

XI. Diskussion

Bei den in zoologischen Gärten gehaltenen Colobiden entstehen zwar ähnliche Futtertraditionen, wie sie bei freilebenden anderen Affen beobachtet wurden, aber diese Nahrungsgewohnheiten, die von Gruppe zu Gruppe einer Colobidenart sehr verschieden sein können und die sich innerhalb einer Sozietät bisweilen ändern, findet man nur bei der Auswahl aus dem Ersatzfutter, das aus solcher Nahrung besteht, die freilebende Blätterfresser nicht oder lediglich in geringstem Maße zu sich nehmen.

Da diese Affen sich über die Artgrenzen hinweg recht einheitlich in der Laubauswahl verhalten, drängt sich mir die Vermutung auf, daß die Colobiden angeborene Auslösemechanismen besitzen, die in m. o. w. übereinstimmender Weise auf Geschmacksstoffe in ihrer Naturnahrung ansprechen. Weiterhin scheint den Colobiden durch einen AAM, der auf optische Reizsignale belaubter Zweige anspricht, die Kenntnis ihrer natürlichen Nahrung angeboren zu sein. Dadurch sind freilebende Blätterfresser in der Futterauswahl derart eingeschränkt, daß sie fast ausschließlich Laub fressen, obwohl in ihrem jeweiligen Biotop andere Nahrung erreichbar ist, Nahrung, die andere Affen, die bis-

weilen mit Colobidengruppen das Territorium teilen (Ullrich 1961, Kern 1964), zu sich nehmen.

Die Einschränkung der Nahrungsauswahl steht, soweit mir aus diesbezüglichen Beobachtungen freilebender Affen bekannt ist, im Gegensatz zu den in ihrer Nahrung nicht spezialisierten Primaten, die bei der Nahrungsaufnahme wesentlich mehr von individuller Erfahrung geleitet werden, wozu auch die Nachahmung von Gruppenmitgliedern zu zählen ist, die bei Colobiden nur bei der Auswahl des Ersatzfutters eine Rolle spielt.

Ebenso wie die Kenntnis der Naturnahrung scheinen den Blätterfressern auch die Verhaltensweisen der „Behandlung" dieser Nahrung angeboren zu sein. Für die Richtigkeit dieser Hypothese spricht, daß die verschiedenen Entlaubungsweisen sowie das Abbeißen von Zweigen und der Mundtransport dieser Zweige allen mir bekannten Colobidenarten gemeinsam sind, daß die Entlaubungsweisen in gesetzmäßigen Altersstufen auftreten, und daß das Streifen an unpassenden Objekten ausgeübt werden kann.

Zwar besitzen Cercopithecidae und Colobidae eine gemeinsame phylogenetische Wurzel, aber im Verlauf der Anpassung an die ökologische Nische der Laubnahrung haben sich die Blätterfresser nicht nur durch die Ausbildung eines spezialisierten Magens, sondern auch durch ihr im Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme stehendes Verhalten so weit von den Meerkatzenartigen entfernt, daß sie als eigene Familie angesehen werden können.

Obwohl die Colobiden im Freileben in der Nahrungsauswahl eingeengt sind, bevorzugen sie in Gefangenschaft Ersatz- vor natürlichem Futter. Dies erklärt sich wohl daraus, daß sie unter dem Zwang der Eingewöhnung anderes Futter kennenlernen und dies dann, da sie die verschiedensten geschmachlichen Reizqualitäten wahrzunehmen vermögen, dem Laub vorziehen.

Wegen dieser Bevorzugung fressen sie bei gleichzeitigem Angebot von Laub und Ersatzfutter zuerst dieses. Daher ist es ratsam, die Zweige vor der Hauptfütterung, am besten vormittags nach der Käfigreinigung, zu verabreichen, da die Tiere zu dieser Zeit hungrig sind und deswegen mehr Laub fressen als bei gleichzeitiger Gabe mit dem anderen Futter oder gar nach der Fütterung erfolgendemAngebot von Zweigen. Da ein Zusammenhang zwischen reichlichem Laubverzehr und Gesundheit dieser Nahrungsspezialisten mehr als wahrscheinlich ist, sollen die Blätterfresser genügend viele Zweige erhalten. Als genügend sehe ich eine solche Menge an, daß selbst von bevorzugten Sorten noch Laub übrig gelassen wird. Unterschiedlich gern gefressene Laubarten sollten nicht gleichzeitig gegeben werden, da von den weniger bevorzugten mehr gefressen wird, wenn diese allein angeboten werden.

Es ist empfehlenswert, die beliebteren Futterpflanzen im zoologischen Garten zu kultivieren, damit stets ausreichende Laubmengen zu Verfügung stehen. Vorteilhaft ist ein großer Bestand an Trauerweiden und Robinien. In der Nähe größerer Bäume dieser letztgenannten Art sprießen im Spätsommer zahlreiche Schößlinge aus dem Boden, die von den Gärtnern zoologischer Gärten beseitigt werden, da sie als störend empfunden werden. Da die Robinie jedoch eine der beliebtesten Futterpflanzen ist, sollten diese Schößlinge geschont und im Laufe der Zeit „geerntet" werden. Der Knöterich und der Falsche Jasmin wuchern stark, so daß es sich anbietet, diese beiden Arten direkt im Hinblick auf die Colobidenernährung zu kultivieren.

Eichenzweige sollten, obwohl ihr Laub im Frühjahr gern gefressen wird, nur in beschränktem Maße zur Fütterung verwandt werden, damit der Ertrag an Eicheln nicht gemindert wird, die in unreifem Zustand ein beliebtes Colobidenfutter sind und die auch ausgereift von den meisten Primaten gern gefressen werden. Sie werden, wie Erd- und andere Nüsse sowie getrocknete Früchte, der Abwechlung wegen von Zeit zu Zeit in geringer Menge verfüttert. Es empfiehlt sich, die Eicheln, noch bevor sie aus ihren Kapseln herausfallen, zu gewinnen und kühl und dunkel zu lagern, damit sie auch im

Winter und Frühjahr zur Verfügung stehen. Besonders wichtig für die Colobidenernährung ist die Bereitstellung einer genügenden Laubmenge für den Winter, damit diese Stenophagen auch während dieser Zeit täglich ihre natürliche Nahrung zu sich nehmen können.

Neben den biologischen Verfahren, nach dem ersten Frost geschnittene Zweige in Hydrokulturen zum Treiben zu bringen, und dem Anlegen von Eichenkulturen aus Eicheln, die sich wegen des zeitlichen und räumlichen Aufwandes nur für kleine Colobidenbestände lohnen, kann Laub durch technische Verfahren konserviert werden. Bereits erwähnt wurde das Einfrieren von Zweigen. Letztlich können Blätter entweder in Form von Pellets oder in Kuchen gepreßt verabreicht werden. Welches Verfahren man anwendet, ist in ernährungsphysiologischer Hinsicht ohne besondere Bedeutung. Da man aber den Tieren für ihre Verhaltensweisen adaequate Objekte zur Verfügung stellen soll, sind diejenigen Verfahren, durch die das Laub in Form von Zweigen verabreicht werden kann, die natürlicheren.

Das Ersatzfutter weist in ernährungsphysiologischer Hinsicht im Vergleich zum Laub nicht nur einen Mangel an verdaulichen Nährstoffen auf — dieser ist durch Zufuhr entsprechender Futtermengen zu kompensieren — sondern es ist auch erheblich ärmer an unverdaulichen Ballaststoffen. Diese aber sind, wie bei Wiederkäuern, für die normale Funktion der hinteren Darmabschnitte erforderlich.

Da Fruchtschalen einen hohen Gehalt an solchen Substanzen aufweisen, ist es in ernährungsphysiologischer Hinsicht zu begrüßen, daß Colobiden diese gern fressen. Auch dies unterscheidet sie, wie die Bevorzugung unreifer vor reifen Früchten, von den meisten anderen Primaten. Sicherlich ist das Fressen von Schalen nicht Ausdruck einer Mangelerscheinung wie die gelegentlich zu beobachtende Koprophagie frisch importierter Blätterfresser, sondern die Tiere nehmen diese wohl wegen des ihnen zusagenden Geschmackes auf.

Auch Gorillas, deren natürliche Nahrung ebenfalls ballastreich und nährstoffarm ist, verzehren die Schalen der meisten Futterfrüchte, die ihnen in Gefangenschaft gereicht werden. Interessant wäre in diesem Zusammenhang ein Vergleich mit den ebenfalls laubfressenden Brüllaffen *(Alouatta)* und den indriartigen Halbaffen *(Indriidae)*.

Obwohl bei der Haltung von Colobiden zunehmend Erfolge zu verzeichnen sind, müssen diese Primaten nach wie vor als heikle Pfleglinge angesehen werden. In der Zeit, während der ich die Blätterfresser des Zoologischen Gartens Berlin beobachtete, starben von 52 anderen Affen, die 16 Arten aus zehn Gattungen angehörten, lediglich drei Individuen. Von 22 Colobiden hingegen starben fünf Tiere, wobei die beiden an Transportschäden gestorbenen nicht mitgezählt sind. Bezeichnenderweise traten die Verluste nur bei Nasen- und Kleideraffen auf, die längstens ein Jahr im Zoo gelebt hatten. Von den Hulmans und Guerezas, die z. T. seit vielen Jahren im Zoo leben und von denen einige bereits in Gefangenschaft geboren sind, starb während meiner Beobachtungszeit kein Tier. Von diesen beiden Arten erkrankte je ein Individuum: ein Guereza erbrach, weil er einen Fremdkörper verschluckt hatte, ein Hulman litt im Winter an Rhinitis und Konjunktivitis. Beide Tiere wurden in kurzer Zeit wieder gesund.

Die bei den Obduktionen der unter den Erscheinungen der Tympanie gestorbenen Nasen- und Kleideraffen gefundenen petechialen Blutungen in der Pars pylorica des Magens lassen auf Intoxikationen als wahrscheinliche Todesursache schließen. Da Futtermittelvergiftungen auszuschließen sind, ist anzunehmen, daß infektiöse Noxen die Ursache der Tympanie sind, wobei Temperaturstürze und Laubmangel prädisponierend wirken. Der Magen ist als locus minoris resistentiae in den meisten Fällen die Eintrittspforte für die Noxen.

Sicherlich führt eine unsachgemäße Umstellung von Laub- auf andere Nahrung zu einer Resistenzschwäche der Tiere. Oft werden die Colobiden einer zweimaligen Um-

gewöhnung unterworfen, indem sie nach dem Fang unter hygienisch bedenklichen Verhältnissen an ein oft unzureichendes Ersatzfutter gewöhnt werden. Nach mehr oder weniger langer Zeit gelangen sie dann in einen zoologischen Garten, wo eine weitere Futterumstellung erfolgt.

Diese resistenzmindernden Faktoren können gering gehalten werden, wenn nur ein mit der Haltung der Blätterfresser vertrautes Personal die erste Eingewöhnung im Fanggebiet vornimmt. Als Ersatzfutter soll hierbei nur solche Nahrung angeboten werden, die später auch am Bestimmungsort gegeben wird, da die Zusammensetzung und der Nährwert der zahlreichen Ersatzfuttermittel zu unterschiedlich sein können, als daß eine Umstellung ohne negative Auswirkung auf das hochspezialisierte Verdauungssystem der Colobiden bleiben kann. Die Blätter der unterschiedlichsten Baumarten hingegen weisen in nur engen Grenzen schwankende Zusammensetzungs- und Nährwertunterschiede auf, so daß die Umgewöhnung dieser Affen von ihrem heimatlichen auf das in unseren Breiten heimische Laub komplikationslos verläuft. Da zur Eingewöhnung große Mengen natürlicher Nahrung erforderlich sind, ist es selbstverständlich, Blätterfresser nur während der warmen Jahreszeit zu importieren.

Wenn einzugewöhnende Colobiden die Aufnahme des Ersatzfutters verweigern oder zu wenig davon fressen, kann mit Erfolg die Nachahmung ausgenutzt werden: sobald die importierten Tiere frei von ansteckenden Krankheiten sind, gesellt man ihnen eingewöhnte Blätterfresser bei. Dieses Verfahren wurde in San Diego sogar mit Angehörigen verschiedener Arten durchgeführt (C. A. Hill 1964).

Zwar sind in zoologischen Gärten gehaltene Colobiden weniger aktiv als die freilebenden (W. C. O. Hill 1964), aber man darf sich durch ihr ruhiges Wesen nicht dazu verleiten lassen, ihnen nur kleine Käfige zur Verfügung zu stellen. Obwohl sie den größten Teil des Tages mit Ruhe und Nahrungsaufnahme verbringen, benötigen sie viel Platz, da sie trotz ihres geringen Bewegungsdranges bei ihren seltenen ausgiebigen Aktivitäten ein erstaunliches Bewegungsvermögen zeigen, in dem sie den Cercopitheciden zumindest ebenbürtig sind.

Seitdem der modernen Tiergartenbiologie aus zahlreichen Fachbereichen neue Erkenntnisse zugeflossen sind, bestehen berechtigte Hoffnungen, nicht nur die leichter zu haltenden Colobiden wie Guerezas und Languren in zoologischen Gärten zu züchten, sondern auch die Nasen- und Kleideraffen vor dem Aussterben zu bewahren, von dem vor allem die letzteren durch den Vietnamkrieg bedroht sind.

Herrn Professor Dr. Dr. Dr. Schützler und Herrn Direktor Professor Dr. Klös, dem ich für die Überlassung des Themas herzlich danke, den Herren Dr. Frädrich und Dr. Göltenboth und den Tierpflegern des Affenhauses des Zoologischen Gartens Berlin, Fräulein Weilandt und den Herren Walter, Wiebach und Mosdzien, danke ich für die freundliche Unterstützung und die Anteilnahme an meiner Arbeit. Weiterhin danke ich den Direktoren der Zoologischen Gärten Frankfurt/Main und Köln und des Tierparks Duisburg für die mir gewährte Unterstützung.

Zusammenfassung

Das Verhalten von Guerezas, Nasen- und Kleideraffen bei der Nahrungsaufnahme wurde untersucht. Auf Grund der an 48 Individuen der genannten Arten gewonnenen Erfahrungen wurde ein Teil der Probleme der Haltung dieser Stenophagen erörtert.

In der Ausbildung des Verdauungstraktes, insbesondere des Magens, besteht eine Konvergenz zwischen Colobiden und Wiederkäuern, deren natürliche Nahrung ähnlich wie das Laub zusammengesetzt ist.

Im Verhalten bei der Nahrungsaufnahme ähneln alle untersuchten Blätterfresser einander außerordentlich. Sie unterscheiden sich hierin teilweise sehr von Primaten mit anderer Ernährungsweise.

Abgesehen von *Colobus guereza,* der nicht in der üblichen Weise trinkt, sind bei der Flüssigkeitsaufnahme keine ethologischen Unterschiede zwischen den Colobiden und den anderen Affen zu beobachten.

Das von den Meerkatzenartigen abweichende Temperament der Blätterfresser ist durch ein unterschiedliches Appetenzverhalten bei der Nahrungsaufnahme bedingt.

In der Bevorzugung des in Gefangenschaft angebotenen natürlichen Futters verhalten sich die verschiedenen Colobidenarten annähernd gleich. Besonders innerhalb einer Spezies bestehen hierin kaum individuelle Unterschiede. Die Auswahl aus dem reichhaltigen Angebot der als Ersatznahrung verwandten Futtermittel hingegen erfolgt primär in individuell sehr unterschiedlicher Weise. Sie wird durch Nachahmung und andere Traditionsformen innerhalb einer Sozietät m. o. w. einheitlich, während zwischen mehreren Gruppen einer Spezies erhebliche Unterschiede in den Nahrungsgewohnheiten beobachtet werden können.

An Erkrankungen sind häufig Durchfälle zu beobachten, die vor allem dann gehäuft auftreten, wenn kein Laub gefüttert wird. Sie sind durch den Mangel an unverdaulichen Ballaststoffen bedingt, den das Ersatzfutter dem Laub gegenüber aufweist. Die tympanischen Erscheinungen mit bisweilen letalem Ausgang sind vermutlich durch Infektionen zu erklären, deren Eintrittspforte der Magen ist.

Wegen der Schwierigkeit, ein dem Laub in Nährwert und Zusammensetzung adaequates Futter zusammenzustellen, ist der täglichen Verabreichung einer ausreichenden Menge belaubter Zweige während des ganzen Jahres eine hohe Bedeutung beizumessen.

Summary

The Eating Behavior of Colobus Monkeys (Colobus guereza and Colobus polycomos), Proboscis Monkeys (Nasalis larvatus) and Douc Langurs (Pygathrix nemaeus) and their Maintenance

The eating behavior of *Colobus* and *Proboscis* Monkeys and Douc Langurs was studied. Based on the experiences derived from the observation of 48 specimens of the above mentioned species, some of the problems of the maintenance of these food specialists were discussed.

According to the development of the alimentary tract, especially of the stomach, there is an analog between the Colobidae and the ruminants, whose natural food is similar to foliage as far as the composition of the nutritive substances is concerned.

Concerning eating behavior, the studied species ethologically resemble each other to a large extent. In this respect, they differ from Primates with different feeding habits.

Except for *Colobus guereza* who does not drink in the usual manner, no differences between Colobidae and other monkeys can be observed as far as drinking behavior is concerned.

The temperament of the leaf-eating monkeys differs from that of the Cercopithecidae; this is due to a different appetential behavior within the complex of eating behavior.

According to the preferences of the natural food offered in captivity, the different species of Colobidae are relatively similar. Especially within a species there are hardly any individual differences. The choice of the items copiously offered as supplementary food, however, is primarily an individual matter. Secondarily it becomes more or less uniform within a society by means of imitation and other ways of tradition, while considerable differences between several groups of a species may be observed as far as food habits are concerned.

The most common disease is the diarrhœa which is to be found most frequently when no leaves are being fed. It is due to the lack of indigestable ballast substances, which are contained in foliage to a larger content than in the supplementary food. The bloat, which sometimes leads to death, probably is caused by infections of the stomach.

Because of the difficulties to offer a food which is adequate to foliage as far as nutritive value and composition are concerned it is most important to offer daily a sufficient quantity of leafy branches all year round.

Literatur

Ayer, A. A. (1948): The Anatomy of *Semnopithecus entellus*. Indian Publ. House Ltd., Madras zit. nach: Napier (1967), s. d.

Brehm, A. (1925): Brehms Tierleben XIII, Säugetiere IV, 4. Aufl., Leipzig.

Carpenter, C. R. (1934): A Fied Study of the Behavior and Social Relations of the Howling Monkey *(Alouatta palliata)*. Comp. Psychol. Monogr. **10**, 1.

— (1935): Behavior of Red Spider Monkeys *(Ateles geoffroyi)* in Panama. J. Mammalogy **16**, 171.

— (1940): A Field Study in Siam of the Behavior and Social Relations of the Gibbon *(Hylobates lar)*. Comp. Psychol. Monogr. **16**, 1.

Crandall, L. S. (1964): The Management of Wild Animals in Captivity. The University of Chicago Press, Chicago and London.

Dittrich, L. (1966): Beobachtungen an freigekommenen Guerezaaffen (*Colobus polycomos caudatus* Thomas, 1885). D. Zool. Gart. **32**, 79.

EHMLER, L. (1966): Beobachtungen zur Verhaltensentwicklung von Weißschwanz-Guereza (*Colobus polycomos* Zimmermann, 1780), Brillenlangur (*Presbytis obscurus* Reid, 1837) und Hulman (*Presbytis entellus* Dufresne, 1797). Wissenschaftliche Hausarbeit im Fachgebiet Biologie für die Erste Staatsprüfung für das Lehramt an Volks- und Realschulen (unpubl., Johann-Wolfgang-Goethe-Universität in Frankfurt am Main).

EIMERL, S., und DEVORE, I. (1966): Life — Wunder der Natur. Die Primaten. Time — Life — International, (Nederland) N. V.

FIEDLER, W. (1967): Die Meerkatzen und ihre Verwandten. Grzimeks Tierleben X, Säugetiere 1, 420, Kindler Verlag, Zürich.

FIEDLER, W., und WENDT, H. (1967): Schlank- und Stummelaffen. Grzimeks Tierleben X, Säugetiere 1, 483, Kindler Verlag, Zürich.

GRINER, L. A. (1968): Greens a la Hydroponics. San Diego ZOONOOZ XLI, **10**, 4.

HEINEMANN, D. (1967): Kapuzinerartige Neuweltaffen. Grzimeks Tierleben X, Säugetiere 1, 350, Kindler Verlag, Zürich.

HILL, C. A. (1964): Primate Senior Citizens. San Diego ZOONOOZ XXXVII, **5**, 14.

HILL, W. C. O. (1964): The Maintenance of Langurs (Colobidae) in Captivity; Experiences and Some Suggestions. Folia primat. **2**, 222.

JAY, P. (1964): The Female Primate. San Diego ZOONOOZ XXXVII, **6**, 3.

KELLNER, O., und BECKER, M. (1966): Grundzüge der Fütterungslehre. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg.

KERN, J. A. (1964): Observations on the Habits of the Proboscis Monkey (*Nasalis larvatus* Wurmb), Made in the Brunei Bay Area, Borneo. Zoológica **49**, 183.

KIRCHSHOFER, R. (1960): Einige Verhaltensbeobachtungen an einem Guereza-Jungen *(Colobus polycomos kikuyuensis)* unter besonderer Berücksichtigung des Spiels. Z. Tierpsychol. **17**, 506.

KUHN, H.-J. (1964): Zur Kenntnis von Bau und Funktion des Magens der Schlankaffen (Colobinae). Folia primat. **2**, 193.

LORENZ, K. (1932): Betrachtungen über das Erkennen der arteigenen Triebhandlungen der Vögel. Über tierisches und menschliches Verhalten I, R. Piper & Co. Verlag, München 1968.

NAPIER, J. R., und NAPIER, P. H. (1967): A Handbook of Living Primates. Academic Press, London and New York.

NOLTE, A. (1955): Freilandbeobachtungen über das Verhalten von *Macaca radiata* in Südindien. Z. Tierpsychol. **12**, 77.

POURNELLE, G. H. (1960): Observations on Captive Proboscis Monkeys. Sarawak Mus. Jour. **9**, 458.

SANDERSON, I. T., und STEINBACHER, G. (1957): Knaurs Affenbuch. Droemersche Verlagsanstalt Th. Knaur Nachf., München und Zürich.

San Diego ZOONOOZ (1969): Around the Zoo: Douc Langur. San Diego ZOONOOZ XLII, **2**, 5.

SÁNYÁL, R. B. (1892): A Handbook of the Management of Animals in Lower Bengal. Bengal Secretariat Press, Calcutta zit. nach: Crandall (1964), s. d.

SCHEUNERT, A., und TRAUTMANN, A. (1957): Lehrbuch der Veterinärphysiologie. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg.

SCHILLINGS, C. G. (1905): Mit Blitzlicht und Büchse. Leipzig.

SCHLEIDT, W. (1964): Verhalten. Wirkungen äußerer Faktoren auf das Verhalten. Fortschr. Zool. **16**, 469.

SCHULTZ, A. H. (1942): Growth and Development of the Proboscis Monkey. Bull. Museum Comp. Zoll. Harvard **89**, 279.

TEMBROCK, G. (1968): Grundriß der Verhaltenswissenschaften. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.

WACKERNAGEL, H. (1962): Die Bewohner der neuen Affenveranda. Bulletin des Zoologischen Gartens Basel, „Zolli“ **9**, 11.

WENDT, H. (1967): Springtamarins und Krallenaffen. Grzimeks Tierleben X, Säugetiere 1, 384, Kindler Verlag, Zürich.

WICKLER, W. (1966): Ursprung und biologische Deutung des Genitalpräsentierens männlicher Primaten. Z. Tierpsychol. **23**, 422.

Anschrift des Verfassers: Dr. UWE HOLLIHN, 1 Berlin 41, Schützenstraße 53

Zur Phylogenese der Coronararterien: Die Arteria coronaria sinistra

Von Hartmut Heine

Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel
Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. Wolf Herre

Eingang des Ms. 20. 7. 1970

Ziel dieser Arbeit ist es, aus Erkenntnissen über die Phylogenie der Säugetiere Befunde zur Entstehungsgeschichte der Koronararterien, insbesondere der A. coronaria sinistra, zu erbringen.

In letzter Zeit vertritt Kl. Goerttler (1963) die Ansicht, daß die Stammesgeschichte der Säugetiere keine konkreten Beweise erbringen könne, daß Beziehungen der Koronargefäße zur Phylogenie bestünden. Durch die Arbeiten von Spalteholz (1908, 1924), Benninghoff (1933), Frick (1956) und Kl. Goerttler (1963) werden jedoch solche Beziehungen belegt. Benninghoff (1933) und Kl. Goerttler (1963) weisen darauf hin, daß im Bereich der intermetameralen Engen des embryonalen Herzschlauches stammesgeschichtlich alte arterielle Ringe vorhanden sind, auf die sich die großen Äste der A. coronaria dextra et sinistra ohne Schwierigkeit beziehen ließen. Kürzlich sind nun Befunde bekannt geworden, die ein ganz anderes Licht auf die Phylogenie der Koronararterien werfen (Berg, 1964 a und b, Heine, 1970 a und b): Es konnte gezeigt werden, daß in der aufsteigenden Säugetierreihe die Koronararterien von einem unregelmäßig verteilten strauchartigen, intramyokardial verlaufenden Muster, wie es sich unter den Placentalia bei gewissen Insectivora findet (vgl. Heine, 1970 b), allmählich an die Herzoberfläche und gleichzeitig in die druckgeschützten Herzfurchen einwandern. Das hauptsächliche Hemmnis, die Entstehungsgeschichte der Koronararterien aufzuklären, liegt bis jetzt in der postulierten Ansicht, daß diese Gefäße an die intermetameralen Ringsysteme des primitiven Herzschlauches gebunden wären; der phylogenetisch höchstentwickelte Zustand wird zum Ausgangspunkt der Betrachtung gemacht (Heine, 1970 b).

Die einzige Möglichkeit zu einem Vergleich über die Entwicklungshöhe von Organen oder Organstrukturen zu gelangen, bildet die Kenntnis rezenter Formen, die sich im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung nur wenig verändert haben. Es herrscht heute Übereinstimmung darüber, daß in der Ordnung Insectivora Säugetiere zusammengefaßt werden, von denen sich gewisse Arten nicht weit von jenen Mammalia entfernt haben, die zu Beginn des Kaenozoikums am Fuße des Stammbaumes der Eutheria standen (Romer, 1959, Thenius-Hofer, 1960, Colbert, 1965, Starck, 1965). Die Herzeigengefäße sowie die gesamte Herzmorphologie der Igel- und Tenrekverwandten (Erinaceoidea und Tenrecoidea) einerseits und der Spitzmausverwandten (Soricoidea) andererseits sind deutlich verschieden (Heine, 1970 a und b). Erstere weisen innerhalb der Placentalia die am ursprünglichsten gestalteten Herzen und das einfachste Herzeigengefäßsystem auf mit deutlichen Anklängen an die Reptilia (Crocodilia, Sauria, Chelonia), wogegen die Soricoidea sehr hoch entwickelte Herzen besitzen, welche eine eigenartige Parallelenentwicklung zu den am höchsten entwickelten Herzen der Ungulaten z. B. bei den Equidae und Ruminantia (Berg, 1964 a und b; Heine, 1970 a und b) darstellen.

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 96—102

Material und Arbeitstechnik

Aus den 3 Überfamilien (Ü.F.) der Ordnung Insectivora wurden aus der Ü.F. Tenrecoidea: *Centetes ecaudatus* (2), *Solenodon spectrum* (2) und *Chrysochloris leucorhina* (2), aus der Ü.F. Erinaceoidea: *Erinaceus europaeus* (12), *Macroscelis rupestris* (1) und *Macroscelis rozeti* (1), aus der Ü.F. Soricoidea: *Talpa europaea* (11), *Sorex araneus* (11), *Neomys fodiens* (1) und *Sorex minutus* (1) untersucht. (In Klammern die Zahl der untersuchten Arten. Zur Systematik der Insectivora vgl. I. T. SANDERSON, 1956, und HEINE, 1970 a.)

Lebend standen Igel, Maulwürfe und Spitzmäuse zur Verfügung. Zur Darstellung der Koronararterien dieser Tiere wurde eine Gelatine-Mennige-Mischung (60:40 nach SIMIĆ, pers. Mitteilung) nach der Totenstarre und ohne vorheriges Durchspülen mit einer warmen Kochsalzlösung in den linken Ventrikel injiziert. Geröntgt wurde auf Siemens-Saphir-Rückfolien bei einer durchschnittlichen Röntgenstärke von 65 KV, 35 m A, 0,1 sec. Weiter wurde nach Injektion von Gelatine-Tusche nach Spalteholz aufgehellt (ROMEIS, 1968). Außerdem wurden Korrosionspräparate nach Injektion von Plastoid nach SCHUMMER (1951) angefertigt. Die Herzen der anderen Tierarten konnten nur mit dem Stereomikroskop untersucht werden, da Injektionen durch die jahrzehntelange Lagerung in Spiritus nicht mehr möglich waren.

Die Nomenklatur am Herzen bezieht sich auf jene Termini, die von PREUSS (1956) zur einheitlichen Benennung bei Mensch und Tier vorgeschlagen wurden und von der I.V.A.N.K. 1968 übernommen wurden. Die Bezeichnung feinerer Äste der Koronargefäße ist so gewählt, daß sie unabhängig von der Lage des Herzens im Brustraum bezeichnet werden, wie dies in letzter Zeit bereits in einer Reihe Publikationen geschehen ist (Literatur s. bei HEINE, 1970 b).

Befunde

Da vor kurzem eine Studie über Koronargefäßmuster der Insectivora erschien (HEINE, 1970 b), sollen hier nur kurz jene Befunde herausgestellt werden, die für die Themenstellung unerläßlich sind: Da das Koronargefäßmuster der Soricoidea eine Parallelentwicklung zu dem höherer Placentalia darstellt (HEINE, 1970 b), kommen hier nur die Verhältnisse bei den Erinaceoidea und Tenrecoidea in Betracht, welche unter den Placentalia das ursprünglichste Koronargefäßmuster zeigen (HEINE, 1970 b). Bei Igeln und Tenreks lassen sich in der Anordnung der rechten und linken Koronararterie 3 Typen unterscheiden (HEINE, 1970 b): Typ A: A. coronaria dextra et sinistra haben regelrechten Ursprung. Die A. coronaria dextra ist das stärkere Gefäß. Keine stark auffällige Conusarterie. Typ B: Wie bei A.; der linke Ventrikel wird zusätzlich durch Äste der Conusarterie (s. Ramus coni arteriosi Habermehl [1959], s. A. adiposa Banchi [1905]) versorgt (Abb. 1). Typ C: Eine A. coronaria sinistra ist nicht ausgebildet. Der linke Ventrikel wird neben Ästen aus der A. coronaria dextra hauptsächlich von Ästen der starken Conusarterie versorgt (Abb. 1). Zwischen Ausbildung der Conusarterie und A. coronaria sinistra besteht bei den Insectivora ein reziprokes Verhältnis. Um Aussagen über die Häufigkeit der einzelnen Typen machen zu können, müßte ein größeres Artenmaterial untersucht werden. So fand sich der Typ C lediglich bei *Erinaceus europaeus* unter 12 untersuchten Tieren dreimal, sowie bei beiden Exemplaren von *Solenoden spectrum.* — Ist die A. coronaria sinistra ausgebildet, so

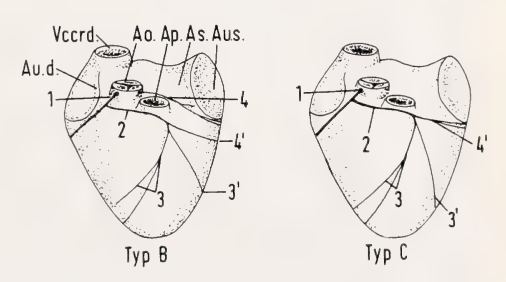


Abb. 1. Der Koronararterienverlauf vom Typ B und C bei den Insectivora. Sicht von der Facies auricularis (von ventral) aus. (Schema). *Au. d.* Auricula dextra; *V. c. cr. d.* Vena cava cranialis dextra; *Ao* Aorta; *A. s.* Atrium sinistrum; *A. p.* Arteria pulmonalis; *Au. s.* Auricula sinistra; *1* A. coronaria dextra; *2* Conusarterie s. Ramus coni arteriosi; *3* Rami parietalis der Conusarterie in den paraconalen Bereich; *3'* Ramus parietalis der Conusarterie zum linken Ventrikel; *4'* Ramus parietalis der Conusarterie in den basalen Bereich des linken Ventrikels; *4* A. coronaria sinistra.

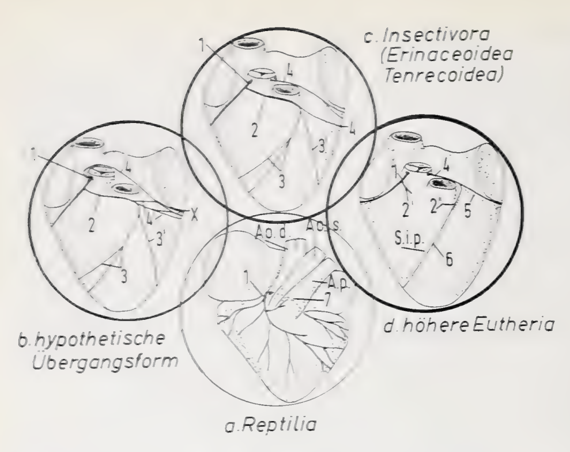


Abb. 2. Schematische Darstellung der stammesgeschichtlichen Entwicklung der A. coronaria sinistra und ihrer Hauptäste *(5, 6)* bei den Eutheria vom Ramus posttruncalis *(7)* der Reptilia aus. *X* Anastomosen zwischen Ästen der dem Ramus posttruncalis der Reptilia *(7)* vergleichbaren A. coronaria sinistra und den nach links verlaufenden Ästen *(4')* der Conusarterie *(2)* zur Bildung des Ramus circumflexus sinister höherer Placentalia. 2' und 2" nach links und rechts gerichteter Rest der Conusarterie: Ramus coni arteriosi dexter et sinister; *5* Ramus circumflexus sinister; *6* Ramus interventricularis paraconalis. *Ao. d.* Aorta dextra; *Ao. s.* Aorta sinistra. (Übrige Abkürzungen vgl. Abb. 1; *a* Reptilia, unter Verwendung einer Abbildung des Herzens von *Chelydra serpentina;* nach Spalteholz, 1908)

ist sie im Unterschied zu höheren Placentalia stets schwächer als die A. coronaria dextra (Heine, 1970 b). Stets fehlt dem Gefäß auch die für höhere Säuger charakteristische Zweiteilung in den Ramus circumflexus sinister und Ramus interventricularis paraconalis (Berg, 1964 a und b, Heine, 1970 b). – Durch die schwache Ausprägung der A. coronaria sinistra bei Typ B wird die Facies auricularis des linken Ventrikels großenteils von Ästen der A. coronaria dextra versorgt. Besonderen Anteil hat daran, wie oben mitgeteilt, der Ramus coni arteriosi der A. coronaria dextra. Die Conusarterie stellt ein starkes schnallenförmig über den distalen Bereich des Conus arteriosus gebogenes Gefäß dar.

Der Verlauf ist myoepikardial und geht aus Abb. 1 und 2 hervor. Bemerkenswert ist, daß die Conusarterie einen oder mehrere Äste in den paraconalen Bereich abgibt. Die Paraconalfurche (s. Sulcus interventricularis anterior PNA) ist, wie überhaupt die Herzfurchen bei den Insectivora, kaum ausgeprägt (Heine, 1970 a). Am kräftigsten entwickelt ist die Conusarterie bei Typ C (Abb. 1). Da keine A. coronaria sinistra ausgebildet ist, übernehmen Äste der A. coronaria dextra die Vaskularisierung des linken Ventrikels. Besonderen Anteil hat daran die Conusarterie, die neben Ästen in den paraconalen Bereich auch Äste an den basalen Bereich des linken Ventrikels abgibt. Diese vaskularisieren das Gebiet, das bei höheren Placentalia der R. circumflexus sinister mit seinen Zweigen einnimmt (Abb. 2).

Bemerkenswerterweise findet sich der Typ C auch nur bei solchen Herzen, deren Morphologie innerhalb der Placentalia ausgesprochen ursprüngliche Züge aufweist (Heine, 1970 b): So bei *Erinaceus europaeus* und *Solenoden spectrum.* Die Herzen dieser Tiere zeigen einen direkten Ansatz der Atrioventrikularklappen an den Papillarmuskeln, eine reiche Trabekulierung der Kammerhohlräume, bei einem Exemplar von *Solenoden spectrum* war die rechte Atrioventrikularklappe sogar muskulös infiltriert (!). Weiter sind die Strukturen des ursprünglichen Sinus venosus vollständig erhalten, wie: Valvula venosa dextra et sinistra, Spatium interseptovalvulare, Crista terminalis medialis et lateralis und das Sinusseptum. Daher ist auch die Annahme berechtigt, daß das arterielle Koronargefäßmuster nach Typ C besonders ursprüngliche Verhältnisse repräsentiert.

Diskussion

Das Bild der A. coronaria sinistra zeigt bei den am ursprünglichsten gestalteten Eutheriaherzen, wie sie sich innerhalb der Erinaceoidea und Tenrecoidea finden (Heine,

1970 a und b) ein von höheren Placentalia vollkommen abweichendes Bild: Nie findet sich die charakteristische Zweiteilung des Gefäßes in einen R. circumflexus sinister und R. interventricularis paraconalis. Dagegen besteht zwischen der A. coronaria sinistra und der Conusarterie ein eigenartig reziprokes Verhältnis in Kaliberstärke und Vaskularisationsbreite. Da in der aufsteigenden Reihe der Eutheria die A. coronaria sinistra die A. coronaria dextra zunehmend an Stärke übertrifft (Berg, 1964 a und b, Heine, 1970 b), wird deren Vascularisationsgebiet immer stärker eingeengt, was vor allem auf Kosten der Conusarterie und ihrer Zweige geht.

Allerdings fand James (1901, zitiert nach Bargmann, 1963) die Conusarterie beim Menschen, bei dem es bekanntlich einen rechts-, intermediären oder links überwiegenden Koronargefäßtyp gibt (vgl. Bargmann, 1963), bei der Untersuchung von 106 Korrosionspräparaten in der Hälfte der Fälle wieder. Bargmann (1963) schreibt über das Gefäß, daß ihm häufig eine Bedeutung als Anastomose zukomme, welche die Aorta unmittelbar mit anderen Herzarterien verbinde, wenn diese verengt oder verlegt wären: „In den Fällen, in denen die Conusarterie ein Ast der rechten Kranzarterie ist, steht sie mit Ästen der linken Arterie, insbesondere mit deren Ramus interventricularis anterior in Verbindung. Auf diese Weise entsteht ein Gefäßbogen, der schon Vieussens (1706) bekannt war." (Bargmann, 1963)

Das Vorkommen einer linken Conusarterie (s. Arteria adiposa sinistra Banchi, 1905), welche auch von einer Reihe Haussäugetiere bekannt ist (Literatur bei Heine, 1970 b) läßt sich zwanglos darauf zurückführen, daß mit Höherentwicklung der Placentaliaherzen der Bügel der Conusarterie zurückgebildet wird, wie dies Abb. 2, d zeigt. Wobei Anfangs- und Endabschnitt des Gefäßes als rechte Conusarterie (s. Ramus coni arteriosi dexter s. A. adiposa dextra) oder linke Conusarterie (s. Ramus coni arteriosi sinister s. A. adiposa sinistra) in unterschiedlich starkem Ausmaß erhalten bleiben können.

Weiter bildet sich der Ramus interventricularis paraconalis (s. anterior), zum größten Teil (Abb. 2, b, c) entsprechend der starken Ausprägung der Herzfurchen bei höheren Placentalia, durch Zusammenschluß von Ästen der Conusarterie, welche ja bereits den späteren Verlauf dieser Herzfurche vorzeichnen. (Bei den Marsupialia finden sich ebenfalls gut geprägte Herzfurchen, was jedoch als Parallelentwicklung aufzufassen ist; vgl. Heine, 1970 a).

Daß markante Furchen oder Erhebungen am Herzen einen zusammenschließenden Faktor für stark verästelte Koronargefäße haben, wurde von mir am Beispiel der V. marginalis dextra der Insectivora gezeigt: Ist nämlich der rechte Herzrand scharf ausgeprägt, so bildet das Gefäß einen einheitlichen Stamm, ist er stark abgerundet, spaltet die Vene in mehrere stärkere Äste auf (Heine, 1970 b).

Analog verhält es sich mit jenen Ästen der Conusarterie, die, wie beim Gefäßtyp B und C, in den basalen linken Kammerbereich abgegeben werden. Sie helfen den Ramus circumflexus sinister zu bilden. — Dies wirft ein besonderes Licht auf die Vermutung von O. Järvi (1943), der anläßlich der Beschreibung einer Anomalie der A. coronaria sinistra eines menschlichen Herzens schreibt: „Die erste Entwicklung des R. circumflexus (sinister) dürfte nicht stets getrennt vom R. interventricularis (anterior) geschehen müssen. Man könnte sich auch vorstellen, daß dies als phylogenetischer Rest nur ausnahmsweise vorkäme." Fraglich ist nun, ob der R. circumflexus allein von Ästen der Conusarterie oder zusätzlich über Anastomosen mit Ästen aus der schwachen A. coronaria sinistra vom Typ B entsteht. Dies stellt jedoch eher ein Scheinproblem dar, denn wie besonders durch die Untersuchungen von Spalteholz (1908) bekannt geworden ist, findet sich unter den Reptilia (Chelonia, Sauria) ein Gegenstück zur ventral um die Pulmonaliswurzel verlaufenden Conusarterie, der dorsal um die Pulmonaliswurzel verlaufende Ramus posttruncalis (Abb. 2, a), der rechts aus der, dem Truncus anonymus der Aorta dextra entspringenden Coronararterie — dem phylogenetischen

Vorläufer der A. coronaria dextra der Säuger — oder selbständig rechts sowie auch linkerseits aus dem Truncus anonymus der Aorta dextra entspringen kann (Spalteholz, 1908, Benninghoff, 1933). Daß sich bei den Säugetieren der linksseitige Ursprung durchgesetzt hat, darf wohl auf hämodynamische Faktoren zurückgeführt werden. Denn bei einem rechtsseitigen Ursprung der A. coronaria sinistra, verläuft diese zwischen Aorta ascendens und linkem Vorhof nach links in die Kranzfurche, wodurch das Gefäß in seiner Lumenweite von der Blutfüllung jener Strukturen beeinflußt werden könnte. Darauf weist O. Järvi (1943) hin, der eine Übersicht über Fälle von rechtsseitigem Ursprung der A. coronaria sinistra beim Menschen gibt. Auch Töndury (1960, zit. nach Bargmann, 1963), sowie Burck (1963, zit. nach Kl. Goerttler, 1963) weisen auf diese Anomalie hin. Järvi (1943) hat auf den ähnlichen Verlauf dieser Gefäßanomalie beim Menschen zu den Befunden bei Reptilien hingewiesen. Auf eine Verlagerung eines Gefäßastes aus dem Ursprungsbereich der rechten Coronararterie in den linken Sinus valsalvae, welcher einem dem R. posttruncalis der Reptilien ähnlichen Gefäß entspricht und welcher Anschluß an die basalen linksgerichteten Zweige der Conusarterien gewinnt, ist, meiner Meinung nach, die Entstehung der A. coronaria sinistra bei den Säugetieren zurückzuführen. Allerdings konnte ich bei den von mir untersuchten Igel- und Tenrekverwandten kein dem rechts entspringenden R. posttruncalis im Verlauf ähnliches Gefäß finden, was wohl auf die relativ geringe untersuchte Artenzahl zurückzuführen ist.

Es muß nun noch auf einen Unterschied im Ursprung der Coronargefäße zwischen Reptilien und Säugetieren hingewiesen werden: Da die Coronargefäße der Reptilien normalerweise aus dem Truncus anonymus der rechten Aorta entspringen (vgl. Spalteholz, 1908, Benninghoff, 1933), stellt sich die Frage, inwieweit man auf die Verhältnisse bei Säugetieren, bei denen nur ein einheitlicher Aortenstamm erhalten geblieben ist, dessen Bogen sich jedoch nach links wendet, schließen kann. Diese spezielle Problematik, die keineswegs restlos geklärt ist, kann nur kurz angedeutet werden: Daß die Reptilien eine linke und rechte Aorta ausgebildet haben, ist auf das schon bei Amphibien vorhandene Septum interaorticum zurückzuführen, das bei Säugetieren nicht mehr angelegt wird (vgl. jedoch Heine, 1971 b). Hier kommt es nur noch zur Ausbildung des phylogenetisch noch älteren Septum aorticum-pulmonale, das bei Dipnoi (z. B. Lepidosiren) bereits in Form der (jedoch wohl nicht ganz vergleichbaren, s. S. 8) bulbaren Spiralfalte angelegt ist und speziell bei Amphibien eine große Rolle spielt (Hautatmung!) (zusammenfassend Benninghoff 1933). Bei Säugetieren wird die Pulmonalis durch das Septum aorticopulmonale von einem einheitlichen Aortenstamm getrennt, der die Potenz der Coronararterienbildung der Aorta dextra der Amphibien und Reptilien enthält, was bei den Dipnoi bereits eingeleitet ist, jedoch durch die speziellen Probleme der Hautatmung bei Amphibien unterbrochen wurde. Denn venöser und arterieller Kreislauf können durch die starke Ausbildung einer sauerstoffreiches Blut führenden V. cutanea magna nicht getrennt werden. Hier kommt es nun zur Ausbildung komplizierter Trennstrukturen in Bulbus cordis, an denen besonders das auf das Septum aorticopulmonale senkrecht stehende Septum interaorticum beteiligt ist (vgl. Benninghoff, 1933).

Da bei den Reptilien die Lungen die „Alleinherrschaft" als Atmungsorgane erreicht haben, kann auch eine exaktere Trennung von venösem und arteriellem Blut vollzogen werden. Jedoch sind die Lungen nur bei jenem hochspezialisierten Seitenzweig der Reptilien, den Vögeln, in der Lage alles Blut zu arterialisieren. Bei ihnen ist auch das Septum interaorticum zurückgebildet, obwohl es noch angelegt wird (Fuchs, 1927, zusammenfassend Benninghoff, 1933). Es wäre auch zu bedenken, ob Spitzer (1919 21, zit. nach Benninghoff 1933) von einer rein phylogenetischen Betrachtungsweise her, nicht doch recht hat (Benninghoff, 1933 bestreitet dies), wenn er meint, daß das Septum aortico-pulmonale der Säuger proximal ein reines Septum aortico-pulmo-

nale, distal ein reines Septum interaorticum (der Reptilien), in der Mitte ein gemischtes Septum darstelle (vgl. BENNINGHOFF, 1933)? Denn der phylogenetische Umweg zur Trennung von arteriellem und venösem Blut über die Hautatmung der Amphibien wird sich besonders an dem hierfür „zuständigen“ Septum aortico-pulmonale abspielen, so daß dieses Septum nicht ohne weiteres mit der Anlage der Spiralfalte der Dipnoi vergleichbar ist (s. S. 7). Jedoch ließen sich, je nach Überwiegen der einzelnen Abschnitte des Septums, die Dynamik gestörter Bulbusdrehungen in der Ontogenie der Säugetiere sowie anomale Ursprünge der Coronararterien verständlicher machen (vg. KL. GOERTTLER, 1963 und HEINE, 1971 b).

Zusammenfassend ergibt sich nun folgendes Bild für die stammesgeschichtliche Entwicklung der A. coronaria sinistra (Abb. 2): Das Gefäß besteht in seinem ursprungsnahen Gebiet aus dem Sinus valsalvae sinistra bis zu der für höhere Placentalia charakteristischen Zweiteilung in den R. circumflexus sinister und R. interventricularis paraconalis, einem auf die linke Seite der Aorta dextra der Reptilien verlagertem Gefäß. Es läßt sich mit dem R. posttruncalis der Reptilien vergleichen. Der R. circumflexus sinister wird hauptsächlich aus basalen, anastomosierenden nach links ziehenden Zweigen der Conusarterie aufgebaut. In welchem Ausmaß der „R. posttruncalis“ daran beteiligt ist, läßt sich nicht angeben. Zumindest vermittelt er den Anschluß des R. circumflexus sinister an den Stamm der A. coronaria sinistra. Über diese Verbindung bekommt auch der R. interventricularis paraconalis Anschluß an jenen Gefäßstamm. Der R. interventricularis entsteht aus miteinander verschmelzenden paraconalen Ästen der Conusarterie, bei stärkerer Herausbildung der Paraconalfurche in der aufsteigenden Placentalierreihe. Es ist so die für höhere Säuger typische Zweiteilung der A. coronaria sinistra in den R. circumflexus sinister und R. interventricularis paraconalis erfolgt. Mit der Höherentwicklung des Säugetierherzens schwenken der R. circumflexus sinister und der R. interventricularis paraconalis immer mehr in die druckgeschützten Herzfurchen ein, wobei sie gleichzeitig aus dem Myokard an die Herzoberfläche aufsteigen (vgl. BERG, 1964 a und b, HEINE, 1970 b).

Warum die A. coronaria sinistra ein derartiges „Flickwerk“ darstellt, läßt sich ohne weiteres durch das phylogenetisch „junge“ Auftreten des linken Ventrikels erklären. Dieser gehört ja als spezielle Struktur erst von den Reptilien an zum Bauplan des Wirbeltierherzens. Mit zunehmender Trennung vom rechten Ventrikel und schließlich der alleinigen Übernahme des sauerstoffreichen Blutes bei Vögeln und Säugern erhält der linke Ventrikel eine besondere Bedeutung, damit auch die ihm eigentümliche Gefäßversorgung. (Über die speziellen phylogenetischen Verhältnisse im linken und rechten Ventrikel vgl. HEINE, 1971 c).

Es ist also nicht so, wie BERG (1964 b) vermutet, daß die A. coronaria sinistra die konservativere Coronararterie in der Stammesgeschichte der Säuger darstellte, sondern dies ist zweifellos die A. coronaria dextra.

Rückblickend läßt sich sagen, daß sich bei den ancestralen Insektivora die Coronargefäßversorgung im Zustand des Experimentierens befand. Wobei die rezenten Insectivora aus der Igel- und Tenrekverwandtschaft heute noch jenes Bild repräsentieren, von dem aus ihre altertümlichen Verwandten den Weg zur Koronargefäßversorgung höherer Eutheria beschritten.

Zusammenfassung

An Hand der stammesgeschichtlichen Entwicklung der A. coronaria sinistra wird gezeigt, daß die Vorstellung, die Coronararterien hätten sich in den intermetameralen Engen des primitiven Herzschlauches entwickelt, nicht beibehalten werden kann. Vielmehr finden sich Hinweise dafür, daß sich das Coronargefäßsystem der Säugetiere von dem der Reptilien ableitet.

Summary

On the Phylogenesis of the Coronary-Arteries: The Arteria coronaria sinistra

Analysing the phylogenesis of the A. coronaria sinistra it has been shown, that the conception of a development of the coronary-arteries between the segments of the primitive heart-tube cannot be retained furthermore. Rather there are references to divert the coronary-vessels of the Eutheria from that of the Reptilia.

Literatur

Bargmann, W.: (1963): Bau des Herzens. In: Bargmann, W., Doerr, W. (eds.), Das Herz des Menschen, Bd. 1, S. 88—161. Stuttgart: G. Thieme.

Benninghoff, A. (1933): Herz. In: Bolk-Göppert-Kallius-Lubosch (eds), Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 6, 467—566. Wien: Urban & Schwarzenberg.

Berg, R. (1964): Beitrag zur Phylogenese des Verhaltens der Coronararterien zum Myokard beim Hausschwein *(Sus scrofa f. domesticus).* Anat. Anz. **115,** 184—192.

— (1964): Über den Entwicklungsgrad des Koronargefäßmusters beim Hausschwein *(Sus scrofa domesticus).* Anat. Anz. **115,** 193—204.

Colbert, E. H. (1965): Die Evolution der Wirbeltiere. Übersetzt von G. Heberer. Stuttgart: Fischer.

Frick, H. (1965): Morphologie des Herzens. In: Kükenthal-Krumbach-Helmke-Lengerken (eds.), Handbuch der Zoologie, Bd. 8, S. 1—48. Berlin: De Gruyter.

Fuchs, F. (1924): Zur Entwicklung des Kiebitzherzens. Z. Anat. Entw.-Gesch. **108,** 1—35.

Goerttler, Kl. (1963): Entwicklungsgeschichte des Herzens. In: Bargmann, W., Doerr, W. (eds.), Das Herz des Menschen, Bd. 1, S. 21—87. Stuttgart: G. Thieme.

Heine, H. (1970 a): Zur Morphologie des Insektivorenherzens. (Eine vergleichend topographische und vergleichend anatomische Studie). Morph. Jb. **115,** 520—569.

— (1970 b): Die Coronargefäße der Insectivora. Mit einem Beitrag zum Lymphgefäßsystem des Säugetierherzens, untersucht an *Erinaceus europaeus* L. Z. Anat. Entw.-Gesch. **131,** 193—211.

— (1971 b): Die großen herznahen Gefäße der Insectivora. Mit einem Beitrag zur Stammes- und Entwicklungsgeschichte des Aortenbogens und seiner Äste. Z. Anat. Entw.-Gesch. (im Druck).

— (1971 c): Zur Stammes- und Entwicklungsgeschichte der Papilarmuskeln des Placentaliaherzens. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. (im Druck).

Järvi, O. (1943): Über einen seltenen Ursprung des Ramus circumflexus am Herzen. Z. Anat. Entw.-Gesch. **112,** 382—388.

Romeis, B. (1968): Mikroskopische Technik. München: R. Oldenbourg.

Preuss, F. (1955): Zur Nomenklatur am Herzen. Z. exp. Vet. med. **2,** 802—805.

— (1956): Zur Nomenklatur am Herzen. Anat. Anz. **106,** 20—37.

Romer, A. S. (1966): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Übers. und bearb. von H. Frick, 2. Aufl. Hamburg u. Berlin: Paul Parey.

Sanderson, I. T. (1956): Living Mammals of the World. Deutsche Bearbeitung von F. Bolle. München u. Zürich: Droemer-Knauer.

Schummer, A. (1951): Vereinfachtes Plastoid-Korrosionsverfahren. Anat. Anz. 98, 288—290.

Simić, V.: Persönliche Mitteilung.

Spalteholz, W. (1908): Zur vergleichenden Anatomie der Aa. coronariae cordis. Anat. Anz. **32,** Erg.-H., 169—180.

— (1924): Die Arterien der Herzwand. Leipzig: S. Hirzel.

Starck, D. (1965): Embryologie. Ein Lehrbuch auf allgemein biologischer Grundlage. Stuttgart: G. Thieme.

Thenius, E., und Hofer, H. (1960): Stammesgeschichte der Säugetiere. Berlin, Göttingen, Heidelberg: Springer.

Anschrift des Verfassers: Dr. rer. nat. Hartmut Heine, Anatomie I, Medizinische Hochschule, 3000 Hannover, Roderbruch

Maintenance and Reproduction in the White Toothed Shrew, *Crocidura russula monacha* Thomas, in Captivity[1]

By Shlomo Hellwing

Department of Zoology, Tel-Aviv University, Tel-Aviv, Israel

Eingang des Ms. 13. 12. 1970

Introduction

The insectivores (e. g. Soricidae) exhibit many interesting reproductive patterns, and according to Asdell (1964) much more investigation of them is needed. Data concerning reproductive phenomena in Soricidae are derived from studies based mostly on species of shrews from the wild: Brambell (1935), Brambell and Hall (1936), Price (1953), Tarkowski (1957), Pucek (1960), Buckner (1966), Dapson (1968), Christian (1969) for Soricinae; Wahlström (1929), Niethammer (1950), Kahmann and Kahmann (1954), Frank (1953, 1954), Ansell (1964), Rood (1965) for Crocidurinae. Several available accounts, based on records of births in captivity, indicate that shrews may breed under laboratory conditions (Pearson, 1944; Dehnel, 1952; Conaway, 1958; Dryden, 1968, 1969; Naik and Dominic, 1970; Vogel, 1970).

Despite the wide geographical distribution (Asia, Africa and Europe) of the subfamily Crocidurinae (ca. 177 species) relatively little information concerning their reproductive biology is available. So far, only *Suncus murinus* and *S. etruscus* have reproduced in captivity and been investigated. Specific information on the subspecies of *Crocidura russula* is scanty. Two females of *Crocidura russula monacha* (distributed in Israel) trapped in April at Hulata and at Haifa were pregnant with 5 and 4 embryos respectively (Harrison, 1964).



Fig. 1. Crocidura russula monacha (Photo: W. Ferguson).

[1] This work is dedicated to Prof. H. Mendelssohn on the occasion of his 60th birthday.

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 103—113

Materials and Methods

Crocidura russula monacha, the commonest shrew of Israel, is widespread in the hills and coastal plain of the northern and central part of the country. It is a medium-sized soricid with a body weight of 7—9 g and body length of 60—75 mm (Fig. 1).

The first successful results in breeding *Crocidura russula monacha* in captivity were obtained by H. Mendelssohn, who started a breeding colony in 1953. The colony was enlarged in 1965 and is now being maintained in the Research Zoo of the Tel-Aviv University. In 1969 a second species, *Crocidura leucodon,* was introduced; its breeding was also successful (Hellwing, 1970; 1971). Most of the data presented here on reproduction in *Crocidura russula monacha* are derived from this controlled subsisting breeding colony.

The shrews used to start the breeding colony were collected mostly in Kefar Shemaryahu, Ramat Hasharon and Bet Hashitta. The colony is housed in two open-air buildings (Fig. 2). The shrews are kept in the following groups: monogamous breeding pairs, polygamous breeding groups and sibling groups. The monogamous breeding pair proved to be the best grouping for laboratory purposes; breeding is rarely successful in the polygamous breeding group. The pairs are caged in stainless steel boxes (50 × 34 × 20 cm) and provided with a bedding of sawdust and sand and with straw as nesting material. One wooden nestbox (8 × 5 cm) or a small flowerpot (diameter 12—15 cm) is placed in each cage (Fig. 3). Nest boxes and cages are periodically dusted with a contact insecticide: Opigal 5 (Abic) (carbamate derivative 5 %).



Fig. 2. Partial view of the shrew breeding colony in the Tel-Aviv University.

Fly larvae and water are provided ad lib. A mixture of chopped meat, boiled egg, fish-meal, cereals and milk is offered as a daily supplement. Twice a week polyvitamins (Rafa 9) are added to the food. Cages are checked daily for pregnant females and for neonates. Young are usually removed from the parental cage at 22—24 days of age (after weaning). They are assembled into groups of 6—8 individuals of the same sex and age (month of birth). Good breeding pairs are usually not separated and are allowed to complete their full reproductive life. Most of the shrews adapt well to captivity, showing high longevity (2—2½ years) and successful reproduction. Throughout the period 1965—1970, 743 litters including 2245 young were obtained.



Fig. 3. The standard cage with nest and food dishes. Note the permanent defecation places in the corners.

The male: The adult male is characterized by green pigmented testes and prominent seminiferous tubules. A fat body is present between the prostate and epididymis. The penis is covered by minute, horny spines.

The female: The mature ovarian follicles are characterized by the absence of a real antrum. The slit-like follicular cavity enlarges only after copulation. The follicle is surrounded by the thin theca, in which an external and internal part are not clearly differentiated. There are 3 pairs of nipples in the inguinal region.

Sexual dimorphism: Morphologically, the males differ little from the females. On the average they are heavier than the females (8.69 g — male, and 7.94 g — female); the differences are statistically significant. Fig. 4 represents frequency distribution of

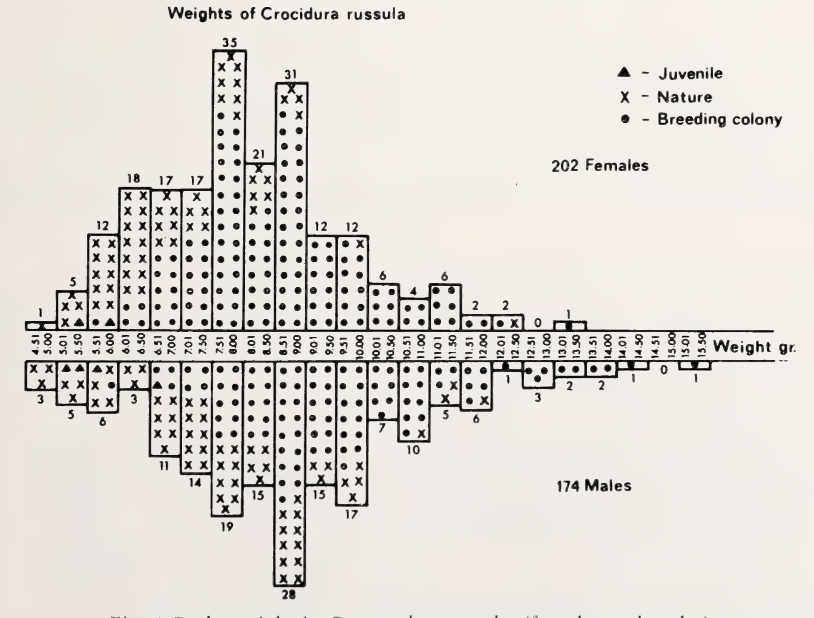


Fig. 4. Body weight in *C. russula monacha* (females and males).

the body weight for 376 animals from captivity and from the wild. The lateral scent glands are also better developed in the male and undergo hypertrophy during sexual activity.

Results

Duration of gestation: Known gestation periods in *C. russula monacha* were derived from recording interbirth intervals and from observed copulations, separating the male from the female. Data on gestation periods are given in Fig. 5. The data indicate that the most frequent gestation period is 29 days — with an average of 28.5 days (range: 24—32). The maximum interval between introduction of isolated post-partum females to active males (mating test) and the discovery of newborns was determined 16 times: there were 2 intervals of 26 days, 3 of 27 days, 7 of 28 days, 3 of 29 days and 1 interval of 31 days. These data give an indication that receptive post-partum females bred shortly after they were exposed to males.

It was observed that in *C. russula monacha* there exists a tendency for the duration of gestation to be inversely related to the number of young in the litter. Most litters with one young had a gestation period of 29 days. Litters with 4, 5 and 6 young were

Table 1

Dependence of gestation period on litter size

Litter size	Gestation period in days / Number of pregnancies									Total no. of pregnancies	Gestation period days	
	24	25	26	27	28	29	30	31	32		Min.	Max.
1	1	0	1	2	7	15	3	4	1	34	24	32
2	2	1	1	5	11	21	4	1	3	49	26	32
3	0	0	3	9	28	19	11	4	8	82	24	32
4	1	1	4	17	33	45	6	2	2	111	24	32
5	0	0	1	6	13	8	1	0	0	29	26	30
6	0	0	0	0	2	2	0	0	0	4	28	29
Total	4	2	10	39	94	110	25	11	14	309	—	—

Significance (4 d. f.) = 94.644

Table 2

Gestation period in 2 groups of females

Lactating		Non-lactating	
1. D 67	26 days	1. D 53	26 days
2. D 66	28 days	2. D 24	27 days
3. D 67[1] . . .	28 days	3. D 5	27 days
4. D 60	29 days	4. D 8	27 days
6. D 46	29 days	5. D 19	28 days
		6. D 51	28 days
		7. D 46[1] . . .	29 days
		8. D 30	31 days

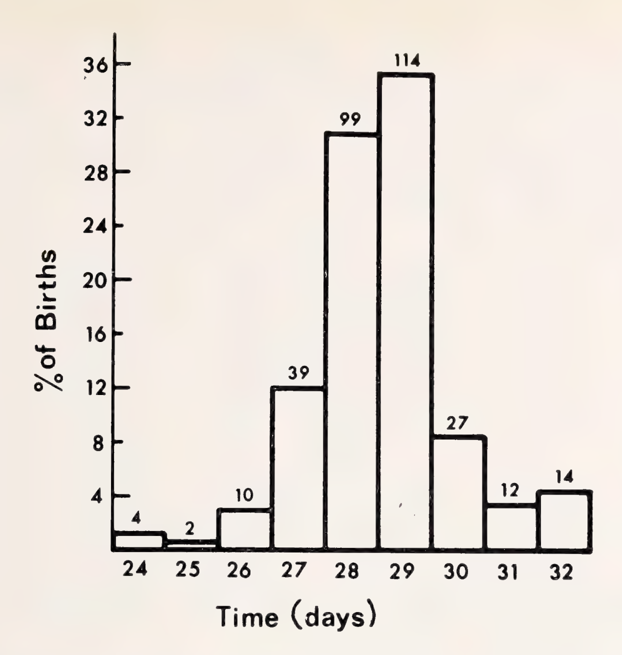


Fig. 5. Duration of gestation in *C. russula monacha;* Frequency distribution of pregnancy lengths derived from interbirth periods.

usually born earlier (26, 27, 28 days) (see Table 1). This inverse relationship was checked statistically and found to be significant. Lactation does not prolong the gestation period in *C. russula monacha.* Lactating and nonlactating shrews delivered litters at approximately the same intervals as can be seen from Table 2. There is apparently no delayed implantation due to lactation in this shrew.

Post-partum oestrus: It was observed that immediately after parturition most females of *C. russula monacha* enter a state of strong receptivity lasting for 5–6 days. Isolated, lactating females will accept males and copulate. Most of the post-partum matings are fertile, since after approximately 28–29 days the next litters are born. Permanently paired females, both lactating and nonlactating, also produce litters 24–32 days after the delivery of the previous litter. Several parous females had 4–10 successive, post-partum pregnancies at regular intervals, followed sometimes by a longer period of nonpregnancy (anoestrus).

Litter size: Data were obtained from 670 litters of shrews and from 39 pregnant females. The litter size varies from 1–7, with a mode of 4 and an average of 3 young. There were 92 litters of one, 125 litters of two, 189 litters of three, 206 litters of four, 51 litters of five, 6 litters of six and 1 litter of seven (see Fig. 6).

The litter size in *C. russula monacha* was found to be positively correlated with the age and parity of the female: the young females at age 3–6 months have small litters. Larger litters (as expressed in mean litter size) are born when the age of the mother ranges between 9–12 months (Fig. 7). It was also observed that the mean litter size tends to increase towards the 9th–10th litter; (Wurffolge). In 39 pregnant females which were dissected the number of embryos varied from 1–5 (M = 3.3). Comparing the mean number of embryos with the mean litter size it appears that there is not a great embryo loss in *C. russula monacha.*

Sex ratio: Throughout the whole period of study, a numerical predominance of males was noted. From Table 3 it can be seen that in 507 specimens where the secon-



Fig. 6 (left). The litter size in *C. russula monacha;* frequency distribution of different sized litters. — *Fig. 7 (right).* Relation of mean litter size to age of female in *C. russula monacha.*

dary sex ratio was checked, 53.6 % were found to be males. The data for the sex ratio from captivity may be considered with a higher degree of confidence when compared with the sex ratio found in the material obtained by trapping.

Sexual maturation: C. russula monacha in this colony display juvenile breeding. Sexual maturation, as indicated by the first fertile mating, usually occurs when the animals are 2—3 months old. Data on first known parturitions for 15 young females are given in Table 4. The data indicate that some young females breed for the first time when they are about 7 weeks (48—50 days) old. The youngest male and female (a brother-sister pair) to mate in captivity were 45 days old; after 28 days (at the age of 73 days) the first litter was born and the mother nursed and weaned the progeny

Table 3

Secondary sex-ratio in *C. russula monacha*

Year	Number of litters	Males	Females	Total	% males	% females
1968	54	109	81	190	57.4	42.6
1969	80	125	120	245	51.02	48.9
First half 1970	25	38	34	72	52.7	47.3
Total	159	272	235	507	53.6	46.4

Table 4

Age at first known breeding of captive juvenile *Crocidura russula monacha*

No.	Symbol	Month of birth	Date of pairing	Date of first parturition	Age at first parturition (weeks)	Age at first breeding (weeks)
1	S 7	March	15 April	22 May	11	7
2	S 66	February	24 March	22 April	11	7
3	B 7	February	8 April	23 June	19	15
4	B 36	September	7 October	24 November	11	7
5	D 45	January	25 January	14 April	14	10
6	B 9	May	30 June	25 August	15	11
7	B 46	March	3 May	10 June	13	9
8	S 72	April	5 May	24 June	11	7
9	S 77	February	30 March	30 April	12	8
10	S 53	March	20 April	6 June	13	9
11	G 1	December	16 February	22 March	15	11
12	N 32	March	15 May	28 June	15	11
13	N 56	March	30 April	6 July	17	13
14	N 53	March	30 April	12 June	14	10
15	N 48	March	28 April	16 June	14	10

normally. Anatomical sexual maturity (large follicles and spermatogenesis) is reached much earlier (20 days in the female and 30—32 days in the male).

The breeding season (seasonality): Analysis of colony records of 5 years revealed that reproductive activity in *C. russula monacha* takes place throughout the year, showing highest intensity in spring (March, April, May) as can be seen from Table 5.

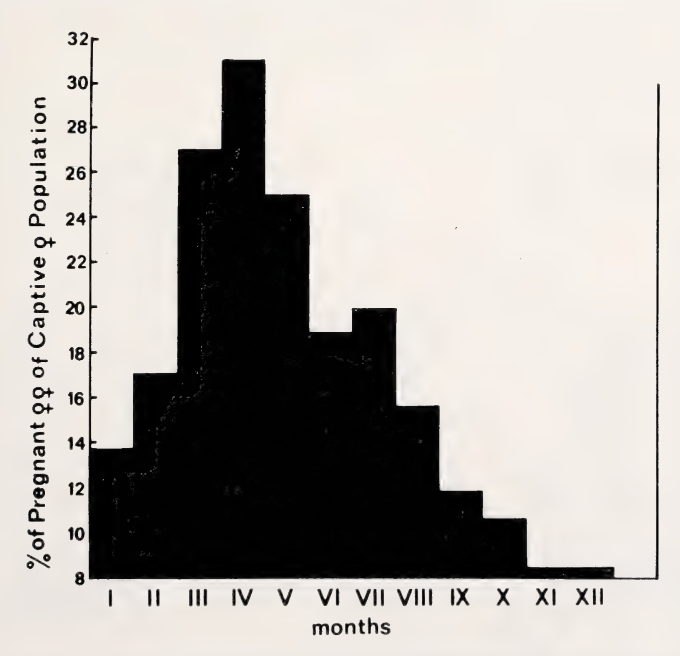


Fig. 8. Monthly distribution of pregnant females in the breeding colony of *C. russula monacha.*

Table 5

Number of litters born (by month)

(calculated for total number of litters during the period 1965—1970)

Month	Number of litters	%	Month	Number of litters	%
January	39	5.7	July	69	10.1
February	49	7.2	August	58	8.5
March	81	11.9	September	45	6.6
April	97	14.2	October	38	5.5
May	81	11.9	November	29	4.2
June	64	9.4	December	30	4.4

In April, 31.1 % of the permanently paired females were pregnant, in contrast with November and December, when only 8.9 % of the paired females were active in reproduction (see Fig. 8). In an attempt to correlate climatic factors and seasonality in reproduction, we combined in one figure 9 the mean percentage of pregnant females per months, mean temperature and mean percentage of relative air humidity. A high incidence of pregnancies can be noted in spring when air humidity decreases from 71.0 % to 62.2 % and when temperatures rise from 13.1° C to 18.2° C.

Breeding performances: The number of litters born from one female ranges from 1—19. The active reproductive period in the life of a shrew lasts 16—24 months. An average breeding pair can be expected to produce 10—15 litters during its life cycle. Tables 6 and 7 present the breeding performances of females B5 and B8, from which it can be seen that most of the litters were conceived during post-partum oestrus; the number of young born during the reproductive life cycle of the two females ranges from 49 to 51 young. The number of young per litter decreased as the mother's age increased.

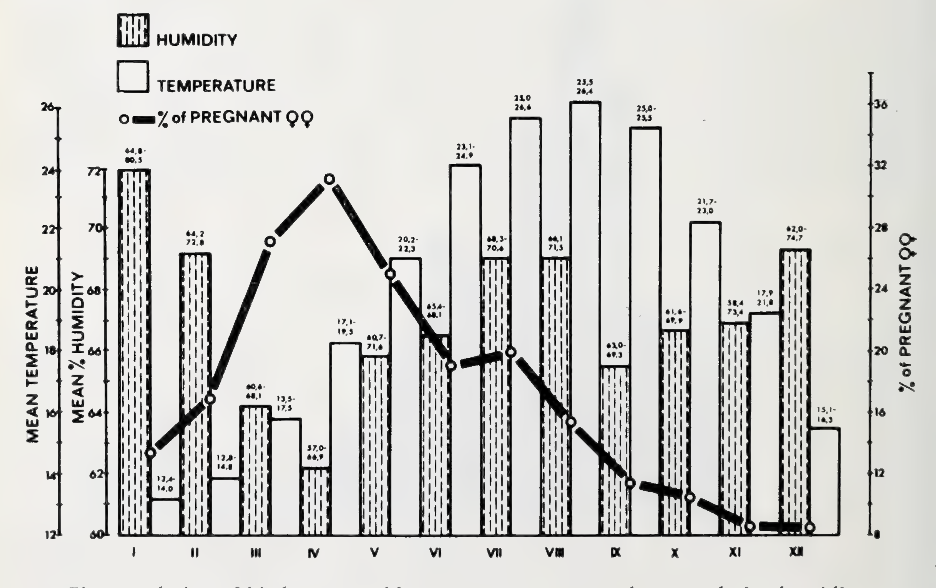


Fig. 9. Relation of births to monthly mean temperature and mean relative humidity.

Table 6

Breeding performance of female B 5

No.	Birth date of litter	Days since last litter	Number of young born	Number of young surviving
1	20 February	—	4	3
2	20 March	29	4	4
3	17 April	29	5	5
4	14 May	28	5	5
5	10 June	28	5	5
6	7 July	28	5	5
7	8 September	65	4	4
8	5 October	28	1	1
9	2 November	28	5	5
10	29 November	28	3	3
11	27 December	29	1	0
12	24 January	29	1	0
13	21 February	29	1	0
14	4 April	44	1	0
15	4 May	30	1	0
16	6 June	32	1	1
17	13 July	37	2	1
Total number born		17 litters	49	—
Total number weaned			—	42
Averages			2.8	2.4

Table 7

Breeding performance of female B 8

No.	Birth date of litter	Days since last litter	Number of young born	Number of young surviving
1	4 July	—	2	2
2	30 July	27	4	4
3	10 October	72	2	2
4	6 November	28	3	3
5	3 December	28	3	3
6	30 December	28	4	4
7	25 January	27	3	3
8	24 February	30	4	4
9	23 March	28	4	4
10	17 April	26	4	4
11	15 May	29	3	3
12	11 June	28	3	3
13	8 July	28	3	3
14	6 August	30	1	1
15	3 September	29	1	0
16	30 September	28	3	3
17	1 December	61	2	2
18	9 March	99	1	1
19	23 April	44	1	1
Total number born		19 litters	51	—
Total number weaned			—	50
Averages			2.6	2.6

Conclusions

Captive females of *C. russula monacha* are polyoestrus animals exhibiting post-partum oestrus. A similar normal occurrence of gestation and lactation proceeding simultaneously was reported for several other shrews *(Suncus murinus, S. etruscus, Cryptotis parva, Sorex araneus Neomys fodiens)* but not for *Blarina brevicauda* (Pearson, 1944). The mean litter-size in *C. russula monacha* as well as in other *Crocidurinae* is generally smaller than that in the *Soricinae.* The 4-week gestation period in *C. russula monacha* conforms to that of other Crocidurinae *(C. leucodon, C. suaveolens, Suncus murinus* and *S. etruscus),* but differs from the shorter, 3-week gestation period in the Soricinae. The gestation period of the *Crocidurinae* represents the "archaic" gestation time (28–45 days), typical for the nidicolous mammals (Portmann, 1965). Captive *C. russula monacha* become sexually mature early, similar to captive *Suncus murinus* and wild *C. suaveolens cassiteridum,* but in contrast with wild *Sorex araneus,* in which sexual maturation is usually attained in the second year of life (Brambell, 1935). *C. russula monacha* is able to breed in captivity throughout the year, but the marked seasonal fluctuations in breeding activity indicate the existence of a certain correlation between the breeding season and the environmental conditions.

Successful breeding of *C. russula monacha* adds a representative of the Insectivora to the spectrum of non-conventional laboratory mammals so much needed in the physiology and comparative biology of reproduction.

A detailed account of other aspects of reproduction in *C. russula monacha* will be published elsewhere.

Acknowledgements

This work, part of a Ph. D. thesis carried out under the supervision of Prof. H. Steinitz, was partially supported by a grant from the General Federation of Jewish Labor.

I wish to express my gratitude to Mr. A. Shoob for the photographs, to Mssrs. R. Kalef, S. Shafer and W. Ferguson for the drawings and to Mrs. R. Manneberg for help in preparation of the manuscript.

Summary

Crocidura russula monacha Thomas, a shrew widely distributed in Israel, was bred in captivity and its reproductive biology studied. The average gestation period was found to be 28.5 days (24—32) and the mean litter-size was 3 (1—7). Post-partum matings occur within a few hours after delivery. Sexual maturity is attained at 2—2½ months of age. Breeding in captivity takes place throughout the year, showing highest intensity in spring.

Zusammenfassung

Crocidura russula monacha Thomas, eine in Israel weitverbreitete Spitzmaus, wurde in Gefangenschaft gezüchtet und ihre Fortpflanzungsbiologie erforscht. Die durchschnittliche Schwangerschaftsdauer ist 28,5 Tage (24—32), und die mittlere Wurfgröße beträgt 3 Junge. Ein post-partum oestrus setzt einige Stunden nach dem Wurf ein. Geschlechtsreife wird im Alter von 2—2½ Monaten erreicht.

Die Fortpflanzung in Gefangenschaft findet während des ganzen Jahres statt, weist aber im Frühling einen Höhepunkt auf.

References

Ansell, W. F. H. (1964): Captive behaviour and postnatal development of the shrew, *Crocidura bicolor.* Proc. Zool. Soc. **142,** 123—127.

Asdell, P. F. (1964): Patterns of mammalian reproduction, 2nd Ed. Cornell University Press, Ithaca, New York.

Brambell, F. W. R. (1935): Reproduction in the common shrew *(Sorex araneus* L.), I. The oestrous cycle of the female. Phil. Trans. Roy. Soc. B, **225,** 1—62.

BRAMBELL, F. W. R. and HALL, K. (1936): Reproduction in the lesser shrew: *Sorex minutus.* Proc. Zool. Soc. **4**, 957—969.
BUCKNER, CH. (1966): Populations and ecological relationships of shrews in Tamarack bogs of southeastern Manitoba. J. Mammal. **49**, 181—194.
CONAWAY, C. H. (1958): Maintenance, reproduction and growth of the least shrew in captivity. J. Mammal. **39**, 507—512.
CHRISTIAN, J. J. (1969): Maturation and breeding of *Blarina brevicauda* in winter. J. Mammal. **50**, 272—276.
DAPSON, R. W. (1968): Reproduction and age structure in a population of short tailed shrews, *Blarina brevicauda.* J. Mammal. **49**, 205—214.
DEHNEL, A. (1952): The biology of breeding of the common shrew *S. araneus* L. in laboratory conditions. Annls. Univ. Mariae Curie Sklodowska, **6** C, 359—376.
DRYDEN, G. L. (1968): Growth and development of *Suncus murinus* in captivity on Guam. J. Mammal. **49**, 51—62.
— (1969): Reproduction in *Suncus murinus.* J. Reprod. Fert., Suppl. **6**, 377—396.
FRANK, F. (1953): Beitrag zur Biologie — insbesondere Paarungsbiologie der Feldspitzmaus *(Crocidura leucodon,* Herm.). Bonn. Zool. Beitr., **4**, 187—194.
— (1954): Zur Jugendentwicklung der Feldspitzmaus *(Crocidura leucodon* Herm.). Bonn. Zool. Beitr. **3—4**, 173—178.
HARRISON, D. L. (1964): The mammals of Arabia. Ernst Benn Ltd., London.
HELLWING, S. (1970): Reproduction in the white toothed shrew *Crocidura russula monacha* Thomas in captivity. Israel J. Zool. **19**, 177—178.
HELLWING, S. (1970): Reproduction in *Crocidura russula monache* Thomas. Ph. D. Thesis submitted to the Hebrew University of Jerusalem.
KAHMANN, H., and KAHMANN, E. (1954): La musaraigne de Corse. Mammalia **18**, 129—158.
NAIK, D. R., and DOMINIC, C. J. (1970): Observations on the vaginal cell types, sexual receptivity and on the mating behaviour of the musk shrew, *Suncus murinus* L. (Insectivora). Indian Biologist **2**, 66—74.
NIETHAMMER, G. (1950): Zur Jungenpflege und Orientierung der Hausspitzmaus, *Crocidura russula* Herm. 1780. Bonn. Zool Beitr. **2—4**, 117—125.
PEARSON, O. P. (1944): Reproduction in the shrew: *Blarina brevicauda* Say. Amer. J. Anat. **75**, 39—93.
PORTMANN, A. (1965): Über die Evolution der Tragzeit bei Säugetieren. Rev. Suisse de Zool. **72**, 658—666.
PRICE, M. (1953): The reproductive cycle of the water shrew *Neomys fodiens bicolor* Shaw. Proc. Zool. Soc. Lond. **123**, 606—621.
PUCEK, Z. (1960): Sexual maturation and variability of the reproductive system in young shrews (*Sorex* L.) in the first calendar year of life. Acta Theriologica **3**, 270—296.
ROOD, J. P. (1965): Observations on population structure, reproduction and molt of the Scilly shrew. J. Mammal. **46**, 426—433.
TARKOWSKI, A. K. (1957): Studies on reproduction and prenatal mortality of the common shrew (*Sorex araneus* L.) Part II. Reproduction under natural conditions. Annl. U.M.C.S. Lublin. 8. Sec. C., 177—244.
VOGEL, P. (1970): Biologische Beobachtungen an Etrusker Spitzmäusen *(Suncus etruscus* Savi, 1832). Z. Säugetierkunde **35**, 173—185.
WAHLSTRÖM, A. (1929): Beiträge zur Biologie von *Crocidura leucodon* Herm. Z. Säugetierkunde **4**, 157—185.

Address of the author: SHLOMO HELLWING, Department of Zoology, Tel-Aviv University, Tel-Aviv, Israel

Histological Observations on the Ovary, Oviduct and Uterus of the Naked-Mole-Rat

By F. I. B. Kayanja and J. Jarvis[1]

Department of Veterinary Anatomy and Histology and Department of Zoology, University of Nairobi

Eingang des Ms. 12. 12. 1970

Introduction

The naked mole-rat *Heterocephalus glaber* (Ruppell), is a small, practically hairless rodent which belongs to the family Bathyergidae. It is found in hot dry regions of Kenya, Ethiopia and Somalia. It reaches a maximum weight of 80 g but animals exceeding 30 g appear to be adult. *Heterocephalus* is completely fossorial and lives in colonies of as many as 100 individuals; they dig an intricate and extensive system of burrows.

The harsh semi-desert condition in which these animals live and the fact that rainfall is erratic and may fail completely in some years (Jarvis 1969), probably affects both litter size and the breeding season in *Heterocephalus*. In years where the rainfall is poor, mortality of young would be high and it is possible that breeding is also curtailed. In good years, a relatively high litter size (compared with other East African mole-rats) would be advantageous in maintaining the numbers in the colony and making up losses incurred in the poor years.

At present, little information is available on the time and duration of the breeding season and litter size of these mole-rats.

Data on animals from Mtito Andei, Kenya (Jarvis 1969) suggest that here *Heterocephalus* breeds between February and April, a period which coincides with the long rains. The only record of litter size is from one litter of five born in captivity. Pregnant females have not been caught in the field so far. Observations on the captive animal suggest that pregnant *Heterocephalus* remain in or near the nest area and are therefore difficult to trap. Because of this, additional data obtained from *Heterocephalus* in estrus provide a valuable contribution to our limited knowledge of the reproductive biology of these animals.

Mossman (1966) stressed the fact that most of our knowledge gained from the study of rodent ovarian biology can be widely applied to other mammals. He believed that such knowledge represents a "common denominator" of mammalian reproductive structure and function.

Materials and Methods

The ovaries, oviduct and uterus were taken from three naked mole-rats believed to be in estrus. One of the three animals was a captive individual. The specimens were fixed in Bouin's fluid and the 8 μ Paraffin sections were stained with Haematoxylin

[1] Present address: Department of Anatomy, Columbia Medical School, U.S.A.

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 114—121

and Eosin, Heidenhain's Azan and Van Gieson techniques. The ovaries were serially sectioned.

Three more naked mole-rats weighing 22, 45 and 50 grammes, were obtained during January 1970 and were used for dissection, morphological studies of the female reproductive organs as well as histological investigations.

Observations

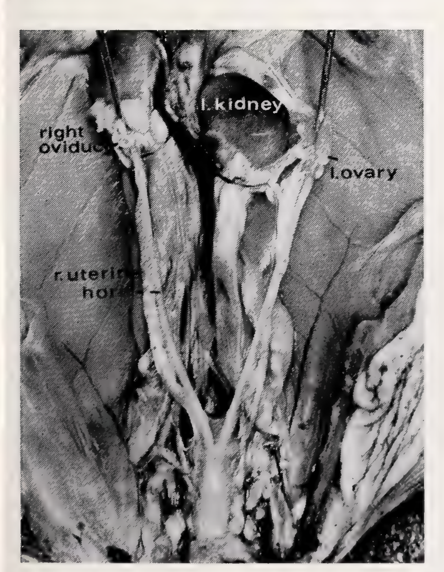
Three animals were considered to be in estrus because the vulva was destended, the vagina perforate and the mammary glands enlarged. In the captive animal, courtship and mating behaviour had also been observed.

The oviduct and especially the uterus from the three animals believed to be in estrus were turgid and extremely vascular. Prominent vessels from the mesometrium formed loops at right angles to the longitudinal axis of the uterus and passing towards its antimesometrial side where they frequently formed anastomoses. In contrast, the reproductive organs from the three naked mole-rats obtained during January 1970 were smaller and very much less vascular.

The Ovary

The ovaries measured about 5×2.5×1 mm and were somewhat flattened dorsoventrally. They were found immediately caudal or caudo-lateral to the kidneys (Fig. 1). The left kidney was always more caudal in position than the right one and the left ovary was found along the caudo-lateral border of the left kidney.

The ovaries were covered by a principally cuboidal germinal epithelium varying in height between 3.0 to 5.0 μ. A distinct tunica albuginea lay below the germinal epithelium (Figs. 2 and 3). The former was uneven in thickness but on the average was 90 μ deep, although in a few isolated regions, it was over 150 μ in thickness. Collagenous fibres arranged in a three dimensional system, mainly parallel to the ovarian surface, were easily identified within the tunica albuginea.



The Ovary during estrus

A zona parenchymatosa was present beneath the tunica albuginea which was incompletely divided into two regions. The outermost region contained many primordial follicles most of which were surrounded by an obvious epithelium of highly attenuated cells. The smallest egg-cells measured 18.5 μ while their nuclei were 10.0 μ in diameter. These primordial follicles formed prominent egg-nests in the outer region of the zona parenchymatosa (Fig. 4) and sometimes continued into the base of the mesovarium.

Fig. 1. A ventral view of the female reproductive organs of the naked mole-rat (anestrus). The right ovary has been reflected to expose the oviduct and the left ovary is slightly displaced laterally. X 3.

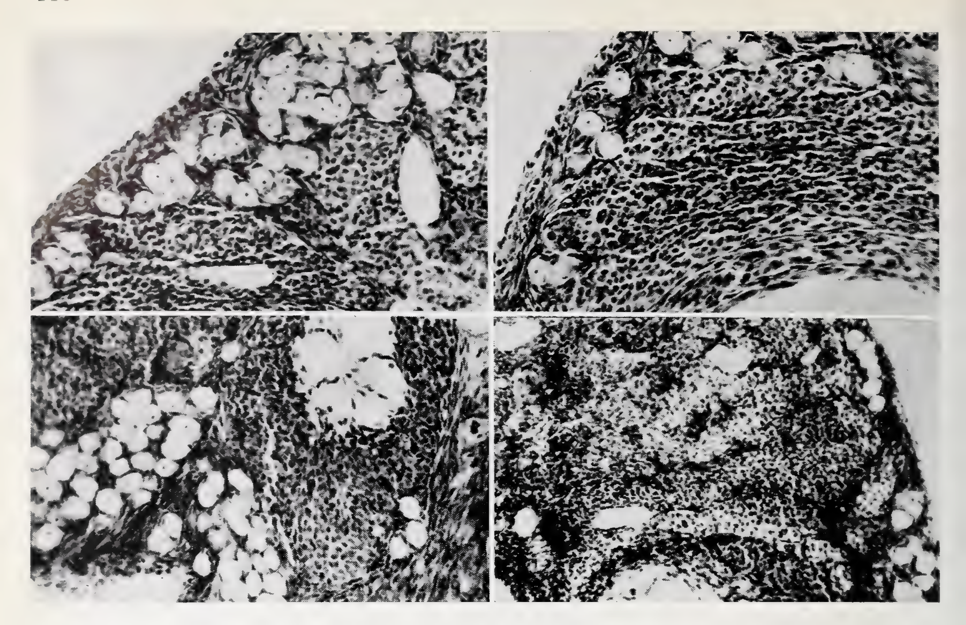


Fig. 2 (above l.). A section through the zona parenchymatosa of the ovary during estrus showing the germinal epithelium, tunica albuginea, nests of primordial follicles and the interstitial gland tissue. X 310 H. Azan. — *Fig. 3 (above r.).* A section through the zona parenchymatosa showing the tunica albuginea, primordial follicles and interstitial gland tissue during estrus. Portion of an atretic tertiary follicle is also shown. X 310 H. Azan. — *Fig. 4 (below l.).* A section through the zona parenchymatosa showing the primordial follicles and interstitial gland tissue during estrus X 310 H. Azan. — *Fig. 5 (below r.).* A section through the ovarian cortex showing the interstitial tissue in the deepest portions of the zona parenchymatosa during estrus. Note the stromal fibroblast lamellae dividing the interstitial gland tissue into masses of unequal size. X 150 H. Azan.

Compared to the primordial follicles, the primary follicles with a cuboidal or columnar epithelium covering, were fewer in number. They were also found in the outer region of the ovarian cortex but usually lay deeper to the primordial follicles. The primary follicles measured from 20 to 70 μ in diameter. The secondary follicles with a multilayered epithelial covering measured from 50 to just over 100 μ in diameter. The oocyte measured 30 μ when the secondary follicles were 75 μ in diameter. The secondary follicles also frequently lay deeper to the primordial follicles and often extended into the inner region of the zona.

The antrum of the tertiary follicles started to develop when they were 130 μ in diameter and was well established in the 190 μ diameter tertiary follicles. In the latter, the oocyte measured about 75 μ in diameter. In tertiary follicles with an established antrum, the thecal coat, especially the theca interna, was well developed. Thus in *Heterocephalus,* the antrum developed when the follicles were between 130 to 190 μ in diameter. This conforms with the suggestion bei Harrison (1962) that the antrum develops after the first phase of follicular growth is completed which in small mammals, occurs when the follicle is between 150 to 200 μ in diameter.

Few tertiary follicles from 500 to 1000 μ in diameter were seen. The number of these large follicles, naturally was smaller than that of the primary and secondary follicles. In one ovary 12 large tertiary follicles were present, several of which were atretic and less than 700 μ in diameter. In tertiary follicles of this size, the theca interna was frequently more prominent than both the membrane granulosa and the theca externa. In the captive naked mole-rat three tertiary follicles believed to be

pre-ovulatory were found in one ovary. The second ovary from the same animal contained only one pre-ovulatory follicle. In one naked mole-rat obtained from the field, one ovary contained four pre-ovulatory follicles while the other had only two such follicles. In the other animal captured from the field each ovary contained three pre-ovulatory follicles. All follicles classified as pre-ovulatory, were anchored into the ovarian surface and the tunica albuginea along the contact region was of minimal thickness.

The inner region of the zona parenchymatosa was mainly composed of remarkable accumulations of interstitial gland tissue (Figs. 2, 4 and 5). The centre of these cellular masses, in some instances, still contained the products of the degenerating ovum within the remains of the antrum of atretic follicles. The interstitial gland tissue was subdivided into masses of varying size by thin septa of stromal tissue (Fig. 5). Occasionally groups of primordial, single primary, secondary and tertiary follicles were encountered in the septa of stromal fibroblasts. The interstitial gland tissue cells resembled the theca interna cells of the tertiary follicles except that the former were deeper staining and less well organised in their arrangement.

The centre of the ovary contained a well developed and distinct zona vasculosa. It contained many blood vessels which were continuous with those of the mesovarium. Isolated and insignificant cell groups resembling the interstitial gland tissue were occasionally seen within the mesovarium.

The Ovary during anestrus

The ovaries were smaller in size and the most conspicuous observation was the predominance of primordial and primary follicles in the zona parenchymatosa (Figs. 6 and 7). The interstitial gland tissue was relatively less well developed compared to that seen during estrus (Figs. 2, 3, 5 and 7). Some secondary follicles of about 55 μ diameter were encountered together with a few atretic tertiary follicles of about 135 μ diameter. No tertiary follicles of more than 140 μ diameter were found in the ovaries during anestrus.

The Oviduct

The oviduct was suspended by a short thin mesosalpinx. Although the bursa ovarica was not extensive, the fimbriae formed elaborate processes about 1—2 mm in length in most cases lying cranio-lateral to the ovary. The infundibulum was short while the isthmus portion of the oviduct was coiled and mainly lay dorso-lateral to the ovary (Fig. 1).

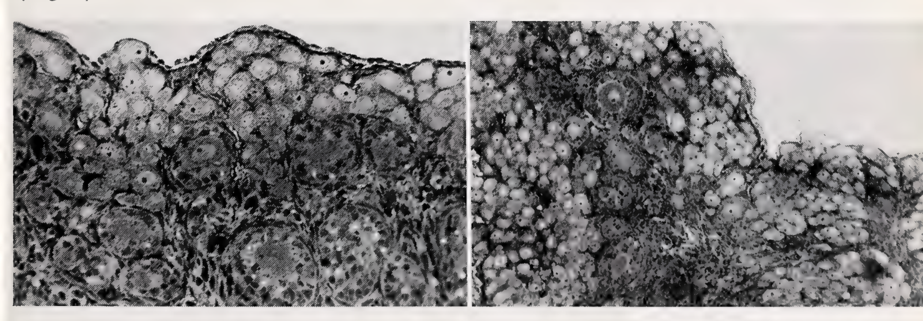


Fig. 6 (left). A section through the zona parenchymatosa from an ovary in anestrus. X 310 Toluidine blue. — *Fig. 7 (right).* A section through the zona parenchymatosa from an ovary in anestrus. X 150 Toluidine blue.

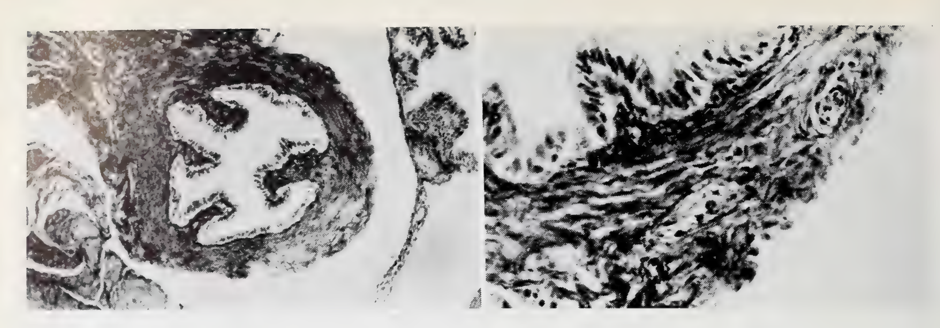


Fig. 8 (left). A cross-section through the isthmus portion of the oviduct during estrus X 150 H. Azan. — *Fig. 9 (right).* A cross-section through part of the isthmus of the oviduct during estrus. Note the blood vessels in the ill-defined lamina vascularis. X 310 H. Azan.

The wall of the oviduct was composed of a tunica mucosa, tunica muscularis and tunica serosa (Figs. 8 and 9). At estrus the tunica mucosa carried a high columnar epithelium measuring about 20 μ on the fimbriae and 16.0 μ in height in the isthmus portion. As well as being heighest on the fimbriae, the epithelium here also displayed better developed cilia (Fig. 10). As in the domestic mammals, the lamina propria formed the core of the longitudinal folds of the tunica mucosa. The lamina propria was richly vascularised, especially in the fimbriae.

During anestrus the epithelium covering the fimbriae measured only about 15 μ in height. The cilia were still well developed and conspicuous while the lamina propria was poorly vascularised. Towards the exterior of the oviduct was a distinct tunica muscularis composed principally of smooth muscle fibres with a circular arrangement although many oblique muscle fibres were also seen within this layer. Beyond the tunica muscularis and towards the periphery was the tunica serosa, which was composed of a connective tissue layer with many collagenous fibres and a covering layer of an attenuated epithelium of simple squamous cells. A few longitudinal arranged smooth muscle fibres were identified within the tunica serosa. They were most prominent where the oviduct was suspended by the mesosalpinx. Blood vellels were also occasionally seen in the tunica serosa forming a poorly developed lamina vascularis (Fig. 9).

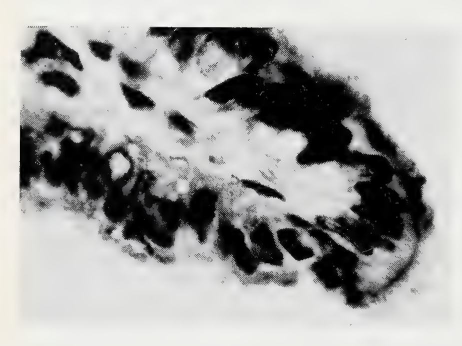


Fig. 10. A section through the tip of a longitudinal mucosal fold of the infundibular portion of the oviduct during estrus. Note the prominent cilia. X 1,250 H. Azan.

The Uterus

The uterus was composed of two horns passing from the region of the kidneys and converging caudally to join the vagina (Fig. 1). The uterus was about 2–3 cm in length. Each horn was a long thin tube suspended by a thin transparent mesometrium. Along the attachment an elongated strip of adipose tissue about one millimetre in width was consistently observed (Fig. 1).

The uterus was composed of a tunica mucosa (endometrium), a tunica muscularis

(myometrium), a lamina vascularis and the tunica serosa (Fig. 11).

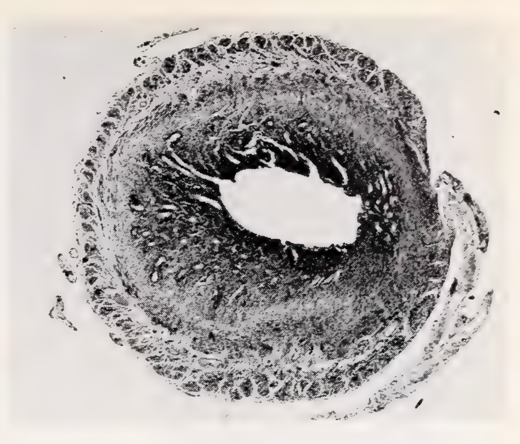


Fig. 11. A cross-section through the uterine horn showing the tunica mucosa, tunica muscularis and tunica serosa during estrus. X 25 H & E.

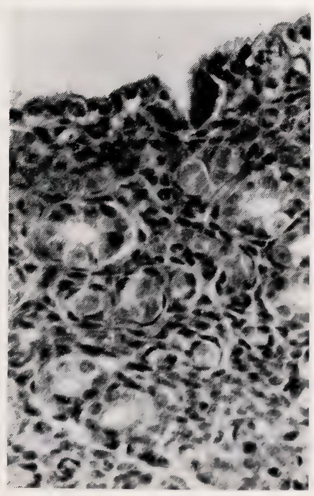
The Uterus during estrus

The tunica mucosa carried a simple columnar epithelium of about 16.0 μ height (Fig. 12). The epithelium was lowest along the antimesometrial side of the uterine lumen. The lamina propria was divisible into two regions. The layer nearest to the epithelium was more cellular but less fibrous than the layer nearest to the tunica muscularis. Slight edema was found within the cellular superficial zone which was also richly vascularised (Fig. 13). The connective tissue found in this region were mainly fibroblasts, although some lymphocytes and plasma cells were also identified.

The uterine glands, situated within the lamina propria, formed simple, relatively straight tubes extending towards the tunica muscularis and opening along the uterine surface (Fig. 14). The lumina of the glandular tubules were distended. Occasionally the glands slightly coiled as they approached the tunica muscularis.

The tunica muscularis was principally composed of smooth muscle fibres with a circular arrangement. This layer was best developed at the mesometrial side and was thinner or often broken up into bundles by connective tissue along the antimesometrial side of the uterus. Peripherally the tunica muscularis was bound by a connective tissue layer with many blood vessels. From this lamina vascularis, blood vessels pierced the tunica muscularis to enter the endometrium.

Towards the periphery was the tunica serosa the innermost layer of which was made up of a lamina muscularis serosae. The latter was composed of longitudinally arranged smooth muscle fibres forming bundles which extended into the mesometrium.



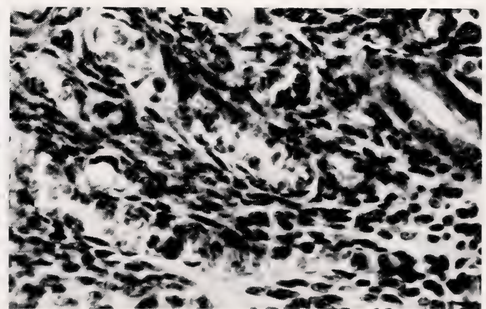
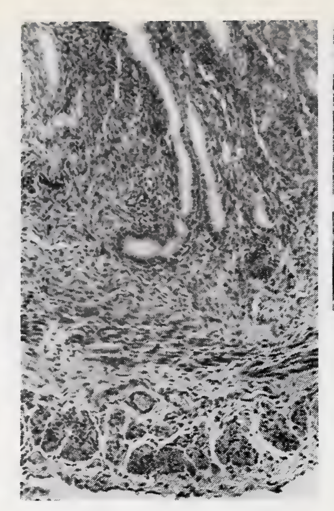


Fig. 12 (left). A section through the endometrium showing the uterine epithelium and the vascular lamina propria during estrus. X 500 Van Gieson — *Fig. 13 (above).* A section through the vascular lamina propria during estrus. X 500 H. Azan.



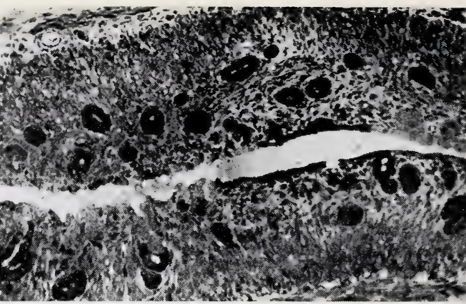


Fig. 14 (left). A section through the uterine wall showing the tubular glands in the endometrium, the myometrium, lamina vascularis and the tunica serosa during estrus. The longitudinal muscle fibre bundles in the tunica serosa are well shown. X 150 H & E — *Fig. 15 (above).* A longitudinal section through the uterus during anestrus. X 150 Toluidine blue.

The outermost layer was made up of connective tissue containing many collagenous fibres and covered by an attenuated simple squamous epithelium.

The Uterus during anestrus

The uterine epithelium was cuboidal to low columnar and measured between 8 and 10 μ in height. The uterine glands appeared shorter than at estrus but were somewhat flask-shaped. No edema was observed within the lamina propria (Fig. 15).

Discussion

The ovary, oviduct and uterus of the naked mole-rat have the characteristic histological structure already described in other mammals. The ovary conforms to the general pattern of the rodent ovary as described by Mossman (1966). In the naked mole-rat the ovary contains many follicles mainly of small size and follicular atresia is evident prior to ovulation. Only a few follicles of ovulatory size were present together with significant amounts of interstitiall gland tissue. The observation that during estrus the ovaries contained between four and six pre-ovulatory follicles is consistent with the litter size record given by Jarvis (1969). More investigations are necessary before it can be decided whether the litter size varies with the environmental conditions.

As Mossman (1966) suggested, the amount of interstitial gland tissue is variable in the different rodent species. Only a small insignificant proportion of interstitial gland tissue was identified in the mesovarium. In this species the interstitial gland tissue masses within the zona parenchymatosa were clearly of atretic follicle origin. During anestrus when there were only a few atretic tertiary follicles, the interstitial gland tissue was less well developed.

Prior to ovulation, the oviduct epithelium is high columnar with well developed cilia. The latter as well as increased vascularisation of the lamina propria, are most pronounced in the fimbriae. Bloom and Fawcett (1968) stated that the oviduct epithelium was highest in the ampulla and diminuished towards the uterus. This observation is distinct in the naked mole-rat oviduct. Bloom and Fawcett (1968) also

suggested that the increased vascularity of the lamina propria gives the fimbriae the enlargement and turgidity which are functionally significant in capturing the ova. The presence of oblique smooth muscle fibres within the tunica muscularis of the naked mole-rat oviduct indicates that the musculature is probably arranged in spiral forms as recorded by SCHILLING (1962) in the sheep and cow.

The histological structure of the naked mole-rat uterus resembles that of the rat and guinea-pig. The uterine epithelium, however, is lower in height than that of the guinea-pig (LOEB 1914, STOCKARD and PAPANICOLAOU 1917) at estrus. At this stage, the uterine glands form straight tubes with distianct lumina as was also described in the guinea-pig by ECKSTEIN and ZUCKERMAN (1956).

Acknowledgement

We are grateful to Professor R. R. HOFMANN and Dr. J. SALE for their advice, criticism and aid in obtaining the naked mole-rats. We are greatly indebted to Miss JASMAIL IHITE and Mr. E. NJOGU for technical assistance.

Zusammenfassung

Die nackte Maulwurfsratte, *Heterocephalus glaber,* ist ein kleines, praktisch haarloses Nagetier aus der Familie der Bathyergidae. Es existiert unter rauhen Halbwüsten-Bedingungen. Die Morphologie und mikroskopische Anlage des Ovarium, des Eileiters und des Uterus wurden während der Östrus- und Anöstrus-Periode untersucht und beschrieben. Prä-ovulatorische Follikel wurden während der Östrus-Periode gezählt, und ihre Gesamtzahl wurde als Anhaltspunkt für die Wurfgröße verwendet. Die Menge des interstitiellen Drüsengewebes steht in Beziehung zu der Zahl der atretischen Follikel.

Summary

The naked mole-rat *Heterocephalus glaber,* is a small practically hairless rodent which belongs to the family Bathyergidae. This animal lives in a harsh semi-desert environment. The morphology and microarchitecture of the ovary, oviduct and uterus were studied during estrus and anestrus. Pre-ovulatory follicles were counted during estrus and the total number used as an indication of litter size. The amount of interstitial gland tissue is related to the number of atretic follicles.

References

BLOOM, W., and FAWCETT, Don. W. (1968): A textbook of Histology, W. B. Saunders Company, Philadelphia — London — Toronto.
ECKSTEIN, P., and ZUCKERMAN, S. (1956): Changes in the accessory reproductive organs of the nonpregnant female. In Marshall's Physiology of Reproduction. Vol. 1. Part One. Ch. 6. 3rd Edition by A. S. Parkes. Longmans London.
HARRISON, R. J. (1962): The structure of the ovary. In: The Ovary. Edited by S. Zuckerman, A. M. Mandl and P. Eckstein. London Academic Press.
JARVIS, J. U. M. (1969): The breeding season and litter size of African Mole-rats. J. Reprod. Fert. Suppl. **6**, 237.
LOEB, L. (1914): The correlation between the cyclic changes in the uterus and ovaries in the guinea-pig. Biol. Bull. **27**, 1.
MOSSMAN, H. W. (1966): The Rodent Ovary. Symp. Zool. Soc. **15**, 455.
SCHILLING, E. (1962): Untersuchungen über den Bau und die Arbeitsweise des Eileiters von Schaf und Rind. Zbl. Veterinar Med. **9**, 805.
STOCKARD, C. R., and PAPANICOLAOU, G. N. (1917): The existence of a typical oestrus cycle in the guinea-pig — with a study on its histological and physiological changes. Amer. J. Anat. **22**, 225.

Authors addresses: F. I. B. KAYANJA and J. JARVIS, University of Nairobi, Kenia, P. O. Box 30 197, Department of Veterinary Anatomy and Histology

SCHRIFTENSCHAU

SANDERSON, I. T.: **Säugetiere.** Knaurs Tierreich in Farben, Volksausgabe, Droemer, München / Zürich 1970. 336 S., 345 Abb., davon 202 farb. 22,50 DM.

Vom bewährten Werk liegt eine Volksausgabe vor. Aus jeder Ordnung wird von kennzeichnenden Arten, bei den Großtieren nahezu von jeder Art das Wichtigste über Erscheinung und Lebensweise dargestellt. Georg Steinbacher, der die deutsche Ausgabe besorgte, hat interessante Angaben aus deutschen Zoos beigesteuert. Die Bilder sind trefflich. Als Einführung, auch für Studenten, sehr zu empfehlen. W. HERRE, Kiel

HEINROTH, KATHARINA: OSKAR HEINROTH, **Vater der Verhaltensforschung 1871 bis 1945.** Geleitwort von KONRAD LORENZ. Große Naturforscher, Bd. 35. Wissenschaftl. Verlagsgesellschaft, Stuttgart 1970. 257 S., 15 Abb. Kst. 27,50 DM.

OSKAR HEINROTH hat auch der Säugetierkunde eine Fülle von Anregungen gegeben, seine Wertschätzung als Begründer der modernen Verhaltensforschung ist allgemein. In hochinteressanter Weise hat Katharina Heinroth sein Lebensbild gezeichnet. Die Persönlichkeit von Heinroth, der wirtschaftliche Hintergrund seines Einsatzes für die Wissenschaft und die Entwicklung seiner Ideen werden höchst anschaulich dargelegt. W. HERRE, Kiel

ROHLES, F. H.: **Circadian Rhythmus in Nonhuman Primates.** Bibliotheca Primatologica No. 9. X + 127 p., 59 fig., 6 tab., 1 clp., sFr./DM 33,– / US $ 7.90/66 s. S. Karger AG Basel – New York 1969. Auslieferung Westdeutschland: Atlantis Verlag Rosastraße 9, 78 Freiburg i. Br. Auslieferung West-Berlin: Walter Schulze, Schöneberger Ufer 59, 1 Berlin 35.

Die No. 9 der Bibliotheca Primatologica enthält 7 Vorträge eines Symposiums, das in Verbindung mit dem Zweiten Internationalen Primatologenkongreß in Atlanta, Georgia, am 2. Juli 1968 stattfand. Der Themenkreis behandelt im wesentlichen die Zusammenhänge zwischen Biorhythmen und Außenbedingungen, Sozialfaktoren oder Verhaltensstörungen.

FARRER und TERNES (New Mexico) weisen bei Dauerlicht einen Einfluß der Beleuchtungsstärke auf einen Aktivitätsrhythmus vom Schimpansen nach. — HOSHIZAKI, ADEY, MEEHAN, WALTER, BERKHOUT und CAMPEAU (Los Angeles) berichten von den Auswirkungen eines 30tägigen simulierten Weltraumfluges auf das EEG, auf kardiovasculäre Daten (EKG und Blutdruck) sowie Stoffwechselaktivitäten bei *Macaca nemestrina.* — Die Folgen der Isolation und des Zusammenlebens unter sonst konstanten Bedingungen auf Verhaltens- und Stoffwechselaktivitäten von 2 Rhesusaffen werden von ROHLES und OSBALDISTON (Manhatten, Kansas) beschrieben. — Die aus Freilandbeobachtungen bekannte zweigipflige Tagesaktivitätskurve von Primaten kann THACH (Pensacola, Florida) auch im Sozialverhalten von Pavianen unter experimentellem Dauerlicht nachweisen, und er untersucht darüber hinaus ihre Abhängigkeit von sozialer Isolation sowie Futter- und Wasseraufnahme. — Die Beziehungen zwischen den Phasen der Körperkerntemperatur, der lokomotorischen Aktivität und des Herzschlags und den Einfluß der Photoperiode auf sie bei *Cebus albifrons* und *Macaca nemestrina* studieren WINGET, RAHLMANN und PACE (Moffet Field und Berkely, California). Einbezogen werden Daten aus früheren Arbeiten. — Circadiane Rhythmen der Körperkerntemperatur, des Harnvolumens, der im Urin enthaltenen Natrium-, Kalium-, Catecholamin- und 17-Ketosteroid-Mengen bei isolierten und nicht isolierten *Macaca nemestrina* unter Licht-Dunkelwechsel und unter Dauerlicht verschiedener Intensitäten sind Gegenstand der Untersuchung von SMITH und WERKSTEIN (Davis, California und Lexington, Kentucky). — Schließlich berichtet STROBEL (Hartford, Connecticut) über Befunde an Rhesusaffen, bei denen abnormale biologische Rhythmen mit Verhaltensstörungen korreliert waren. — Den Abschluß des Buches bildet eine zusammenfassende Diskussion von HALBERG (Minneapolis, Minnesota), der die vorgetragenen Daten sowie einige seit 1905 in der Literatur veröffentlichten Angaben einer modernen chronobiologischen Analyse unterzieht.

Das Buch wendet sich in erster Linie an Biorhythmiker und Primatologen. Dem Mammologen, besonders wenn er an Verhaltens- oder Tierhaltungsfragen interessiert ist, vermag es vielfache Anregungen zu geben. E. HAASE, Kiel

HSU, T. C., and BENIRSCHKE, K.: **An Atlas of Mammalian Chromosomes.** Vol 4. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York 1970.

Die Cytogenetik macht bemerkenswerte Fortschritte, ihre Ergebnisse sind für viele Fragen der Säugetierkunde von hoher Bedeutung. Daher ist die Weiterführung dieses grundlegenden Werkes zu begrüßen. Es werden die Chromosomen weiterer Arten der Marsupialia, Insektivora, Chiroptera, Edentata, Rodentia, Carnivora, Artiodactyla und Primates beschrieben und abgebildet. W. HERRE, Kiel

Comparative Mammalian Cytogenetics. An international conference at Dartmouth Medical School Hanover, New Hamshire, July 29 – August 2, 1968. Edited by K. BENIRSCHKE. Springer-Verlag, Berlin – Heidelberg – New York 1969. 218 fig. XXI, 473 pp. Cloth 99,20 DM.

In vielen Einzelveröffentlichungen des modernen Schrifttums wird über Chromosomen von Säugetieren berichtet; der Wunsch diese Daten in größeren Rahmen gestellt zu sehen wird wach. Eine treffliche und vielseitige Zusammenfassung von Studien über Chromosomen wird in dem Berichtband über das Symposion in Hanover gegeben, an welchem hervorragende Fachleute teilnahmen. Die allgemeine Problematik wird durch E. Mayr in einem Beitrag über Art, Artbildung und Chromosomen herausgestellt. Es folgen erstklassige Berichte über Fragen wie Mechanismus chromosomalen Wandels bei der Artbildung, geographische Variation der Chromosomen innerhalb von Arten, über die Meiose bei Säugern, über das Verhalten von Chromosomen bei Hybriden, vor allem aber über die Chromosomen innerhalb der einzelnen Säugertiergruppen. Dabei werden die Zusammenhänge mit der Artbildung, die außerordentlich vielseitig sind, in interessanter Weise herausgearbeitet. Es wird deutlich, wo die offenen Fragen liegen und daß deren Zahl nicht gering ist. Insgesamt ein ungewöhnlich inhaltsreiches Buch.

W. HERRE, Kiel

African Ecology and Human Evolution. Editors: F. C. HOWELL and F. BOURLIERE. Aldine Publishing Company, Chicago 1963. Second printing 1966. 666 S. Ca. 55,– DM.

Dieser Sammelband entstand auf der Grundlage eines Symposiums der ‹Wenner-Gren Foundation for Anthropological Research›, das im Sommer 1961 auf Burg Wartenstein in Österreich stattfand. Inzwischen (1967) ist ein weiterer Band dieser Reihe erschienen, der auf eine Sitzung im Jahre 1965 zurückgeht; seine Besprechung wird vorbereitet.

Obwohl dieses Buch vorwiegend paläoanthropologische Zielsetzungen hat, enthält es doch auch zahlreiche neue Ergebnisse, die für die Kenntnisse der afrikanischen Mammalia von Bedeutung sind. Die diesbezüglich wichtigen Beiträge werden hier herausgegriffen:

1. MOREAU, R. E.: **The distribution of tropical african birds as an indicator of past climatic changes.** pp. 28–42.

M. diskutiert einige Probleme der afrikanischen Avifauna, wobei er insbesondere von der gegenwärtigen Verteilung der Arten und Unterarten Rückschlüsse auf die klimatischen und ökologischen Verhältnisse während des Pleistozäns zieht. Auffällig ist dabei vor allem die Sonderstellung des äthiopischen Hochlandes und Südafrikas. Säuger sind nicht sehr streng an bestimmte Vegetationstypen gebunden, so daß sich Vergleiche mit den bei Vögeln festgestellten Zonierungen nicht ohne weiteres anstellen lassen.

2. BOURLIERE, F.: **Observations on the ecology of some large african mammals.** pp. 43–54.

B. stellt die Werte verschiedener Großsäuger-Zählungen zusammen und errechnet daraus die Biomasse pro km². Die Maximalwerte werden dabei in den Savannen Ostafrikas erreicht, wo jedoch Hinweise auf eine Überweidung bestehen. Elefanten und Flußpferde können hier bis zu 70 % der Biomasse stellen. Offene Grassteppen besitzen wesentlich niedrigere Werte pro Flächeneinheit, dafür sind die verschiedenen kleinen Ungulaten an der Gesamtmasse prozentual höher beteiligt. Noch geringer als in den Halbwüsten ist die Biomasse in den tropischen Wäl-

dern. Die relativ größten Anteile weisen hier die arboricolen Nager und Primaten auf, während die Huftiere ganz zurücktreten. Die Biomasse holarktischer Steppen liegt im allgemeinen niedriger als diejenige entsprechender tropischer Biotope. Der Reichtum an Großsäugern ist nach B. ein wesentlicher Evolutionsfaktor bei der Entwicklung partiell zoophager Primaten wie sie die Hominiden darstellen. Afrika bot somit gute Voraussetzungen als Entstehungszentrum der menschlichen Entwicklungslinie.

3. Arambourg, C.: **Continental vertebrate faunas of the tertiary of North Africa.** pp. 55—64.

A. unterteilt die nordafrikanischen Fundplätze in eine Atlas-Zone und eine Nilotisch-Saharische Zone. Palaeogene terrestrische Ablagerungen fehlen in ersterer bisher ganz, in letzterer wurden die Fayum-Faunen in den vergangenen Jahren durch wichtige neue Funde aus der Libyschen Wüste erweitert und ergänzt. Neogenes Material ist in beiden Zonen häufiger, auch wenn es auf Grund ungünstiger geologischer Verhältnisse nicht den Umfang europäischer und nordamerikanischer Funde besitzt. Umstritten sind die algerischen Faunen von Oued el Hammam und Marceau. Sie enthalten zwar schon *Hipparion africanum* und zeigen auch sonst im allgemeinen pontischen Charakter, da sie jedoch von mächtigen marinen Schichten mit tortonischen Mollusken überlagert werden, stellt sie A. in das obere Miozän. Er folgert daraus, daß *Hipparion* etwas früher nach Nordafrika als nach Europa gelangt sei. Es steht damit im Gegensatz zu Tobien, Thenius u. a. 1960 wurde beim Djebel Zelten (Libyen) eine budigalische Fauna entdeckt, die etwa derjenigen von Moghara gleichzusetzen ist. Die neu beschriebene Form *Prolibytherium Magnieri* weist zusammen mit dem miozänen *Climacoceras africanus* von Maboko (Ostafrika) auf ein afrikanisches Entstehungszentrum für die Giraffidae hin.

4. Cooke, H. B. S.: **Pleistocene mammal faunas of Africa, with particular reference to Southern Africa.** pp. 65—116.

Dieser Aufsatz stellt einen sehr wichtigen Beitrag zur Kenntnis der pleistozänen Säugetiere Afrikas dar. C. revidiert die bekannten Fossilfunde aus Afrika und kommt zum Ergebnis, daß bis 1960 etwa 350 valide Formen bekannt geworden sind, von denen wiederum 130 nicht von rezenten Arten zu trennen sind. Der Autor schildert die Fundsituation in den einzelnen Regionen Afrikas und erörtert dabei eingehend paläoökologische und paläoklimatische Probleme dieses Kontinents. Während die pleistozäne Stratigraphie der Holarktis in erster Linie klimatisch begründet ist, sollten nach C. in Afrika vor allem klassisch-geologische Kriterien, sowie faunistische und kulturhistorische Befunde im Vordergrund stehen. Für Ostafrika stellt er eine Liste von 130 fossil bekannt gewordenen Säugerformen zusammen und erörtert die Rückschlüsse, die aus der Zusammensetzung der verschiedenen Strata auf die Paläoökologie gezogen werden können. Dabei wird eine erhebliche Anpassungsfähigkeit der meisten Taxa deutlich, die vor einer zu strikten Anwendung des Aktualitätsprinzips warnt. In den meisten Säugerführenden Horizonten bestehen jedoch Hinweise auf feuchtere Umweltsbedingungen, als sie gegenwärtig anzutreffen sind. Die Besprechung der Faunenentwicklung in Südafrika nimmt besonders breiten Raum ein. Die Fundplätze besitzen hier einen anderen Charakter als in Ostafrika, wo es sich um kontinuierliche Strata fluviatiler und lakustrischer Sedimente handelt. In Südafrika finden sich einmal die fossilführenden Kies- und Sandablagerungen des Vaal-Systems, zum anderen die brecchienartigen Höhlenfüllungen, die vor allem durch die hier entdeckten Australopitheciden berühmt wurden. In diesen Höhlenbrecchien, die vorwiegend unteres Pleistozän repräsentieren, wurden zahlreiche Säugerreste gefunden. C. führt in seiner Tabelle 6 150 Formen auf, darunter 12 Insectivoren, 16 Primaten, 32 Rodentier, 36 Carnivoren und 39 Artiodactyla. Verschiedene Fundplätze anderen Alters und anderer Genese wie Cornelia, Hopefield und Florisbad bedürfen noch genauerer Bearbeitung. Zusammen mit weiteren sporadischen Funden in Südafrika und Rhodesien lieferten sie bisher weitere 123 Säugerformen, die nur etwa zu einem Drittel mit denen der Höhlenablagerungen identisch sind. Die hochentwickelten Boviden des unteren Pleistozäns zeigen deutlich, daß diese Gruppe eine starke Radiation in Afrika erfahren hat und nur zum geringsten Teil aus eurasiatischen Immigranten besteht. Die exakte Untersuchung des Materials hat deutliche Unterschiede zu den europäischen Formen ergeben, die meist als Konvergenz-Entwicklungen zu verstehen sind. Während vor allem europäische Autoren davon ausgehen, daß die afrikanische Steppenfauna weitgehend eurasiatischen Ursprungs sei, betont C. den endemischen Charakter dieser Fauna. So sollen wenigstens die Cephalophinae, Neotraginae und Alcelaphini afrikanische Eigenentwicklungen darstellen. Da jedoch pliozäne Funde aus Afrika bislang so gut wie ganz fehlen, ist ein letzter Beweis für diese Annahmen noch nicht möglich.

In einigen Tabellen versucht C. die weitverstreuten und heterogenen Fundplätze des afrikanischen Kontinents zeitlich zu korrelieren.

5. Bishop, W. W.: **The later Tertiary and Pleistocene in Eastern Equatorial Africa.** pp. 246–275.

B. bespricht die tertiären und pleistozänen Fundstellen Ostafrikas, die insbesondere während der vergangenen 30 Jahre unsere Kenntnisse der afrikanischen Fossilfauna so wesentlich erweitert haben. Er geht auf die Entstehungsbedingungen der wichtigsten Fundschichten ein und weist dabei vor allem auf die Bedeutung des Vulkanismus hin. Kalkreiche Ausflüsse und Auswürfe bildeten das hauptsächliche Einbettungsmaterial und boten günstige Fossilisationsbedingungen. Fig. I (p. 252) gibt die Lage der Fundstellen Ostafrikas und ihre Beziehungen zu den vulkanischen Zentren wieder. Nach B. ist die Mehrzahl der tertiären Ablagerungen jetzt in das mittlere Miozän zu legen. Um eine Fundlücke von 10 bis 15 Millionen Jahre davon getrennt beginnen die unterpleistozänen Schichten von Kanam und Kaiso. Nur die Funde von Maboko und Fort Ternan liegen dazwischen und entsprechen wahrscheinlich dem Pontium. Tabelle 3 zeigt die Primatenfunde der einzelnen Orte sowie die Anzahl der unterschiedenen Exemplare: neben 352 Individuen von Hominoidea sind lediglich 13 Cercopithecoidea und 19 Galaginae bekannt geworden. Weitere Aufsätze von deVore & Washburn sowie von Schaller & Emlen behandeln die Ökologie und Ethologie der Paviane bzw. der höheren Menschenaffen. Die Ergebnisse der Feldbeobachtungen dieser Autoren liegen jedoch inzwischen in erweiterter Form anderweitig vor, so daß hier nicht näher darauf eingegangen werden muß.

Ein mehr als 100seitiges Tagungsprotokoll bietet zahlreiche Ergänzungen zum Referatteil. Im ganzen stellt dieser Band eine wertvolle Quelle für die paläontologische und paläoökologische Forschung dar, die vor allem von der Paläoanthropologie her neue Impulse erhielt.

W. Maier, Frankfurt a. Main

BEKANNTMACHUNGEN

Begrüßungsansprache auf der 44. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde in München vom 7. bis 11. September 1970

Von A. C. V. van Bemmel

Die Säugetierkunde und das Naturschutzjahr 1970

Der Europarat hat das Jahr 1970 als europäisches Naturschutzjahr ausgerufen. 1970 soll ein Appell sein an die Verantwortlichkeit eines jeden einzelnen. Eindeutig muß klar werden: Die Natur ist unser Kapital, nur die Zinsen davon können wir verbrauchen. Hat ein solcher Appell Zweck? Ich glaube, ja. Mit Erstaunen konnten wir jedenfalls in Holland bemerken, welch großer Anteil der Bevölkerung sich plötzlich bewußt geworden ist, daß mit unserer Umwelt etwas Unheimliches geschieht, daß etwas gemacht werden muß, daß Wohlstand und Wohlsein zwei grundverschiedene Dinge sind. Es ist nicht meine Aufgabe, hier die allgemeinen Aspekte des Jahres 1970 zu erörtern. Ich halte aber die Frage für angebracht, was wir als Säugetierkundler tun können, welche Aufgaben stellen sich uns in diesem Rahmen?

1970 ist das europäische Naturschutzjahr; wenden wir uns deshalb an erster Stelle den europäischen Säugetieren zu. Im Red Data Book der U. I. C. N. sind für Europa 10 bedrohte Säugetierarten und Unterarten angegeben. Meines Erachtens sollten es 14 sein, aber darüber ließe sich reden. In dieser Zahl aber sind kaum Fledermäuse und

Kleinsäuger enthalten, und daß sich darunter wirklich keine bedrohten Unterarten befinden sollen, ist wohl kaum anzunehmen. Wie dem auch sei, die Anzahl scheint recht gering, wenigstens wenn wir diese mit den Zahlen Asiens, Afrikas, Australiens und Südamerikas vergleichen. Dabei sollten wir aber nicht vergessen, daß die Säugetierfauna Europas seit dem Pleistozän verhältnismäßig arm war und davon schon in prähistorischer und frühhistorischer Zeit manche Art verschwunden ist.

Für klare Einsichten in den Zustand mancher Arten stehen heute noch viel zu wenig Daten zur Verfügung. Von den großen Säugetieren wissen wir im allgemeinen mehr als von den kleinen; je kleiner die Tierart, um so spärlicher die Daten.

Allen Schutzmaßnahmen sollten Inventaraufnahmen vorangehen; Bestandsaufnahmen aller Säugetierarten und Unterarten sind notwendig. Zunächst sollten diese Aufnahmen lokal und national durchgeführt werden. Jedes Naturgebiet, jede Kulturlandschaft sind zu untersuchen, und die Befunde müssen nach Gemeinde und Bezirk eingetragen werden in Faunenkarten. Daraus kann dann für jede Art eine nationale Verbreitungskarte zusammengestellt werden und schließlich können diese Daten übernational und international verwertet werden. Leider fehlt in den meisten europäischen Ländern eine gute quantitative Aufnahme der Säugetierarten vollständig. Bei dieser Arbeit sind nicht nur die Berufswissenschaftler, sondern auch die ernsten Liebhaber mit einzuschalten. In der Vergangenheit haben schon zahlreiche Einzeldaten solcher Liebhaber wesentlich zur Kenntnis mancher Art beigetragen.

Natürlich gibt es viele faunistische Verbreitungskarten, aber für praktische Zwecke sind sie häufig nicht detailliert genug. Historisch-geographische Untersuchungen nach Vorkommen, Anzahl und Arealveränderungen können überraschend viel beitragen zu einem Bild der ökologischen Ansprüche und zu den Ursachen des Niedergangs einer Art, wenn dabei die Entwicklung der Landschaft und die menschlichen Einflüsse mit in Betracht gezogen werden.

Es ist unmöglich, das Fortbestehen einer Art oder Unterart zu sichern, wenn nicht die ganze Lebensgemeinschaft, in welcher diese lebt, gesichert werden kann. Wichtig erscheint es auch, solche Populationen einer Art zu schützen, die an der Grenze des Verbreitungsareals leben.

Größe, Lage und Begrenzung wünschenswerter Schutzgebiete müssen in erster Linie nach sehr detaillierten Verbreitungskarten ausgesucht werden. Hat man zunächst auf solche Weise ein Schutzgebiet ausgewählt, sind ökologische Untersuchungen durchzuführen. Diese sind zur richtigen Wahl der Schutzgebiete unentbehrlich. Ein Vergleich der Faunenkarten mit geologischen, geomorphologischen, physiogeographischen, klimatologischen, mikroklimatologischen Boden- und Vegetationskarten soll dabei zeigen, welche Biotope in einer Landschaft zur Erhaltung einer bestimmten Art noch in Frage kommen. Zahlen und Dichte der Population, Wechsel der Biotope nach der Jahreszeit, Home range, Tag- und Jahresrhythmus, Territorium, Nahrungsbedingung, Ethologie, usw., sind eingehend zu prüfen. Da mit Jahresschwankungen gerechnet werden muß, sollten diese Untersuchungen mindestens drei, besser aber noch fünf Jahre lang weitergeführt werden. Dies brauche ich nicht weiter zu betonen.

Am Ende solcher Untersuchungen wird sich dann nur zu oft herausstellen, daß das geplante Schutzgebiet zu klein ist, daß eine Ausbreitung nicht möglich ist, oder daß ein erneutes Eingreifen durch den Menschen in seinem Drang zur Ausbreitung ökonomischer Möglichkeiten nicht zu verhindern scheint.

Ist mit Glück ein geeignetes Schutzgebiet gefunden und gesichert, so ergeben sich weitere Probleme. Es gibt in Westeuropa kaum noch Gebiete, welche nicht anthropogen bedingt oder beeinflußt sind. Die Sukzessionen mancher Biotope können nur durch menschliche Eingriffe erhalten bleiben. Das ist wiederum wichtig, weil bestimmte Arten nur in einer Sukzessionsstufe, nicht aber im Klimax, leben können. Hier beginnt nun das, was man mit dem scheußlichen Wort „Naturverwaltung" andeutet. Dies Ver-

walten von Naturreservaten ist nur selten eine rein zoologische Angelegenheit. Rein säugetierkundliche Probleme bilden z. B. die Verwaltung von Fledermausgrotten, die Verwaltung von Eisbären im Nordpolgebiet und von bedrohten Walen. Es könnten zahllose Beispiele gebracht werden, wo immer wieder Säugetierkundler herangerufen werden müssen, um Teilfragen zur Verwaltung zu lösen. Nur ein Beispiel möchte ich hier anführen: Wie schon gesagt, sind viele Naturgebiete im Ursprung durch Eingriffe des Menschen entstanden. Ich denke dabei an die Heide, Kalkgrashalden, Blaugraswiesen. Solche Naturgebiete sind wesentlich durch Begrasung entstanden oder zur Begrasung mit Vieh geschaffen worden. In den Niederlanden wurden die Sukzessionsstufen solcher Landschaften bis jetzt durch Mähen, Brennen, Abschlag von Jungholz usw. erhalten. Die steigenden Kosten, namentlich für die Löhne der Arbeiter, das geringe Interesse, welches die Landwirtschaft noch für Produkte solcher Naturgebiete hat, alle diese Dinge machen Verwaltungsmaßnahmen zu kostspielig. Deshalb wird jetzt versucht, als Verwaltungsmaßnahmen die Begrasung durch Vieh wieder durchzuführen. Aber die Landrassen, welche damals in solchen Marginalgebieten benutzt wurden, sind fast verschwunden. Die neuen Kulturrassen eignen sich für Begrasung solcher Gelände nicht, sie können sogar unerwünschte Einflüsse haben. Hier können die Säugetierkundler bei der Beratung wichtige Hilfe leisten.

Ich will gar nicht versuchen, ein vollständiges Bild zu entwickeln über das, was die Säugetierkunde zu Fragen des europäischen Naturschutzes beitragen kann. Ich möchte nur noch ein Beispiel einer unerwarteten und bis jetzt ungelösten Frage anführen. Im letzten Jahr ist der Bestand der Seehunde im Wattenmeer plötzlich auf ein Viertel der Population herabgesunken. Diese Tiere sind durchaus zweckmäßig geschützt, es gibt sogar eigene Reservate, die sich bis jetzt gut bewährt hatten. Zeichen einer Seuche oder schweren Parasitierung wurden nicht gefunden. Möglicherweise ist auch hier eine Speicherung von Giftstoffen, welche mit der Nahrung aufgenommen wurden, verantwortlich zu machen. Wir wissen es noch nicht. Eines aber ist klar: Im überbevölkerten Westeuropa gibt es so viele, oft ganz unerwartete Faktoren, welche das Streben zur Erhaltung der Tierwelt gefährden, daß wir nur von Herzen wünschen können, daß endlich einmal eine deutlich hörbare Alarmglocke über Westeuropa läutet. Hoffentlich klingt diese Glocke auch nach dem Ende dieses Jahres nach.

Anschrift des Verfassers: Dr. A. C. V van Bemmel, Rotterdam 12, Spinbollaan 30, Niederlande

Protokoll zur Mitgliederversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e. V. am 8. Sept. 1970 im Anatomischen Institut der Universität München

Die Sitzung wird um 17.05 Uhr durch den 3. Vorsitzenden Herrn van Bemmel eröffnet, der feststellt, daß alle 39 Anwesenden Mitglieder der Gesellschaft sind.

1. Die Tagesordnung wird einstimmig angenommen.
2. Der Geschäftsführer, Herr Klös, erstattet den Geschäftsbericht für das Geschäftsjahr 1969. — Wie in jedem Jahre wurden unter den Mitgliedern der Gesellschaft Beobachtungen und Erfahrungen im Rahmen wissenschaftlicher Sitzungen ausgetauscht. Die 43. Hauptversammlung wurde 1969 in Hannover durchgeführt. Insgesamt nahmen 96 Damen und Herren daran teil. Das reichhaltige Programm umfaßte 37 Vorträge, die Besichtigung der Herrenhäuser Gärten, den Besuch des Zoologischen Gartens Hannover, eine Führung durch das Zentralinstitut für Ver-

suchstierzucht sowie eine Fahrt nach Springe zur Besichtigung von Saupark und Wisentgehege. Im Geschäftsjahr erschien der Band 34 des Organs der Gesellschaft, der „Zeitschrift für Säugetierkunde", in 6 Heften. Der Schriftverkehr der Geschäftsstelle hat sich mit 159 Ausgängen (ohne Drucksachen und Rundschreiben), verglichen mit 195 Ausgängen im Vorjahre, verringert.

Am 1. 9. 1970 betrug die Zahl der Mitglieder in Westdeutschland, Westberlin und im Ausland 484 gegenüber 464 ein Jahr zuvor.

Drei Mitglieder, Frau MARGARETHE HERTER, Berlin, Herrn Professor Dr. HEINRICH KEMPER, Berlin, und Herrn Dr. HORST REQUATE, Wilhelmshaven, verlor die Gesellschaft durch den Tod.

3. Herr KLÖS legt für den verhinderten Schatzmeister, Herrn SCHLAWE, den Kassenbericht für das Geschäftsjahr 1969 vor.
4. Herr RÖHRS verliest den Bericht der beiden Kassenprüfer, der Herren BECKER und HERTER.
5. Herr HERRE stellt die Anträge auf Entlastung des Schatzmeisters und des Vorstandes für das Geschäftsjahr 1969. Die Anträge werden ohne Gegenstimme angenommen. Herr VAN BEMMEL dankt dem Schatzmeister und den Kassenprüfern für die geleistete große Arbeit.
6. Herr HERRE schlägt für das Geschäftsjahr 1970 die Wiederwahl der Herren BECKER und HERTER als Kassenprüfer und von Herrn POHLE als Vertreter vor.
   Die Versammlung nimmt diesen Vorschlag ohne Gegenstimme an.
7. Herr KLÖS schlägt vor, die Jahresbeiträge für das Geschäftsjahr 1971 nicht zu verändern. Die Versammlung stimmt diesem Vorschlag einstimmig zu.
8. Herr VAN BEMMEL legt eine Einladung vor, die 45. Hauptversammlung der Gesellschaft im September 1971 in Stuttgart abzuhalten. Die Einladung nach Stuttgart wird ohne Gegenstimme angenommen.
9. Herr HERRE dankt Herrn VAN BEMMEL dafür, daß er für den durch Krankheit verhinderten 1. Vorsitzenden, Herrn STARCK, die Leitung der Tagung übernommen hat.
   Die Sitzung endet um 17.18 Uhr.

Dr. A. C. V. VAN BEMMEL	Prof. Dr. H.-G. KLÖS	D. H.-J. KUHN
3. Vorsitzender	Geschäftsführer	Schriftführer

4. Internationaler Kongreß der International Primatological Society

Der 4. Kongreß der International Primatological Society findet vom 15. bis 18. August 1972 in Portland/Oregon statt. Das Oregon Regional Primate Research Center (ORPRC) ist Gastgeber und organisiert den Kongreß.

Es sind drei ganztägige Symposia geplant, mit den Hauptthemen: 1. Verhalten, 2. Fortpflanzung der Primaten, 3. Medizin und Pathologie.

Außerdem ist eine halbtägige Diskussion über Odontologie der Primaten vorgesehen. Kurzvorträge für diese Hauptthemen können angemeldet werden, aber auch für die Gebiete: Paläontologie, Hämatologie, Genetik, Histologie und Neurobiologie.

Schlußtermin für die Einsendung der Abstrakts ist der 11. 1. 1972.

Anfragen sind zu richten an

Dr. WILLIAM MONTAGNA,
General Chairman of the Congress, at ORPRC,
505 N. W. 185th Avenue, Beaverton/Oregon 97005, USA

MAMMALIA DEPICTA

In dieser Schriftenreihe, herausgegeben von Prof. Dr. Dr. h. c. W. HERRE und Prof. Dr. M. RÖHRS, erscheinen im Juni 1971:

The Population Dynamics of the Waterbuck in the Sabi-Sand Wildtuin

(*Kobus ellipsiprymnus*, Ogilby 1833). By HARRY JOHN HERBERT. 1971. 80 pp., 36 figures and 15 tables. Stiff paper covers approx. 30,— DM

By elucidating ecological and biological questions this study attempts to investigate the reasons for the alarming decrease of the waterbuck. Most of the facts here presented regarding migration, grazing habits, behaviour and propagation are based on investigations made in the Sabi-Sand Wildtuin, a private nature reserve bordering Kruger National Park.

Following a comparison between former and present day distribution of the waterbuck in South Africa, an examination is made of its favourite food resources, the relationship between the existing number and the amount of water available as well as of dimensions and characteristics of territories inhabited by the male waterbuck.

Various phases of the waterbuck's sexual behaviour are described and observations regarding the calving-time are related.

A study of the conditions in the Sabi-Sand Wildtuin and the Kruger National Park shows that lions and crocodiles are the main predators of the waterbuck wheres impala antelopes are the most important food competitors during the winter months.

Important recommendations for further investigations as well as for effective means of preservation can be derived from the results presented in this study.

The Biology and Behaviour of the Reedbuck in the Kruger National Park

(*Redunca arundinum*, Boddaert 1785). By Dr. HARTMUT JUNGIUS. 1971. 106 pp., 33 figures and 5 tables. Stiff paper covers 34,— DM

Despite its secluded way of life the reedbuck's survival is threatened outside the reserves due to the increasing destruction of its habitat. In order to guarantee the preservation of this African antelope and in order to stimulate effective conservation activities it was necessary to obtain comprehensive knowledge on its habitat requirements, biology and behaviour. The study was undertaken in the Kruger National Park.

The reedbuck's biotope is analysed and by reviewing the numerical development of the species in the past, future aims and possible results of a healthy preservation are discussed. Among others, social behaviour, activities as well as feeding and drinking habits enable an elucidation of the basic elements of interaction with other species. Further, it is demonstrated that behaviour patterns and ecological requirements of the species, especially when considered from the point of view of avoiding depredators, way of locomotion and social behaviour are adapted to the tall grass habitat which offers sufficient coverage but lacks impediments. It is of interest that these habits are to some extent related to those of antelopes living in areas of denser cover (bushbuck, duiker, etc.). From the ecological point of view the reedbuck therefore can be regarded as an intermediate type between these and others living in the open plains.

In der Schriftenreihe „Mammalia depicta" erschienen außerdem: **Der Alpensteinbock in seinem Lebensraum** *(Capra ibex* L.). Ein ökologischer Vergleich. Von Dr. BERNHARD NIEVERGELT. Kart. 20,— DM · **Der Blaubock** *(Hippotragus leucophaeus,* Pallas, 1766). Eine Dokumentation. Von Dr. ERNA MOHR. Kart. 32,— DM · **Succession of Rodent Faunas During the Upper Pleistocene of Israel.** Morphologie, Taxonomie und Systematik der Nagetierfauna in Israel während des Jüngeren Pleistozäns. By Dr. EITAN TCHERNOV. Stiff paper covers 52,— DM · **Das Sozialverhalten des Rehes.** (*Capreolus capreolus* L.). Eine Feldstudie. Von Dr. FRED KURT. Kart. 32,— DM · **Ecology and Behaviour of the Black Rhinoceros** *(Diceros bicornis* L.). A Field Study. By Prof. Dr. RUDOLF SCHENKEL and LOTTE SCHENKEL-HULLIGER. Stiff paper covers 28,— DM · Die Reihe wird fortgesetzt

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

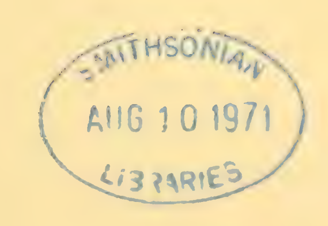
ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

36. BAND · HEFT 3

Juni 1971





VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

JUNGIUS, H.: The Vicuna in Bolivia: The Status of an Endangered Species, and Recommendations for its Conservation 129
ELIAS, H., and SCHWARTZ, D.: Cerebro-Cortical Surface Areas, Volumes, Lengths of Gyri and their Interdependence in Mammals, Including Man 147
RÉVÉSZ, E.: Strahlenwirkung auf die Embryonalentwicklung bei Goldhamstern. — Effects of irradiation of golden hamsters on the embryonic development 163
ROBEL, D.: Zur Variabilität der Molarenwurzeln des Oberkiefers bei Inselpopulationen der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus* [L.], 1758). — On the variability of the molar-roots of upper teeth in island-populations of the longtailed field-mouse (*Apodemus sylvaticus* [L.], 1758) 172
SAINT-GIRONS, M.-CH., ET MAZAK, V.: Données Morphologiques sur quelques Micromammiferes en Laponie. — Some remarks on the Morphology of small Mammals in Lapland 179
Schriftenschau 191
Bekanntmachung 192

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Herren Herausgeber oder direkt an den Schriftleiter: Prof. Dr. Manfred Röhrs, Zoologisches Institut der Tierärztl. Hochschule, Hannover, Bischofsholer Damm 15.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in wenigen Zeilen anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen der Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Gesamtvertrages vom 15. 7. 1970 zu behandeln.

Sonderdrucke: An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 108,— DM zuzügl. amtl. Postgebühr. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 20.— DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.
Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde 36 (1971), H. 3, S. 129—192

The Vicuna in Bolivia: The Status of an Endangered Species, and Recommendations for its Conservation

By HARTMUT JUNGIUS

From the Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität Kiel
Direktor Prof. Dr. Dr. h. c. W. Herre

Eingang des Ms. 1. 9. 1970

Introduction

The vicuna belongs to those mammals which have been subjected to an intensive management for centuries. Due to this, particular means of conservation became necessary soon to preserve the stocks for obtaining permanent profits from its products. The wool and the fleece in particular and according to EATON (1925) the meat as well (however the latter is denied by HORKHEIMER [1960]) made the vicuna the most important wild South American mammal of precolumbian times, which was harvested systematically by the Incas. CARDOZO (1957), KOFORD (1957), HERRE (1963) and other authors studied old reports and explained the management of the Incas, into the particulars of which I do not want to enter. It need only be mentioned that all vicunas in an area were rounded up once in 3 years. The wool was taken from all and some were killed, but the majority was released again. Under Inca rule the wool was needed to produce the finest fabrics which were dedicated to the service of the temples of the sun, either as decorations or worn by the priests. This valuable material was never devoted to other objectives and the Inca watched carefully that no illegal hunting took place, therefore the population was never in danger, despite severe utilization. After the breakdown of the Inca empire, the catastrophe for the vicuna began. The Indians and the Spanish conquerors did not feel responsible for the old laws, and uncontrolled hunting started, because wool and skins were still highly prized. CABRERA and YEPES (1960) report that approximately 80 000 vicunas were killed per year during the 16th century, and thus the menace for this species became visible very early.

However, it took a long time, until governmental organizations recognized the danger for the vicuna. It was left to the great South American hero Simon BOLIVAR to issue the first decrees in 1825 which prohibited the killing of this animal in Peru. But these laws did not have much success and in 1876 NAPP (after KIRK 1960) predicted the quick extermination of the vicuna if this steady persuit continued. A great many laws in Peru, Argentina, Chile and Bolivia tried to stop this sudden decline, but new traditions which had already been established during 300 years could not be weakened and in 1950 only a few more than 400 000 specimens were left from a millionfold population (KOFORD 1957, RÖHRS 1957).

Yet, it would not have been too late for significant action and a systematic management of the remaining stocks would still have been possible (see below). But as reckless overhunting continued, despite the warnings of well known zoologists (KOFORD 1957, HERRE 1963), the rest of the population decreased so rapidly that today we are confronted with the total crash of the population and even have to fear the total extermination of the vicuna if effective precautions are not applied immediately. In 1969 the vicuna was included in the Red Data Book of IUCN and in 1970 a Vicuna-Group

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 129—146

was established by the SSC with Prof. Dr. Dr. h. c. W. Herre in the chair. The group works in co-operation with WWF, IUCN and UN-Agencies, and it has the difficult task of working out means of protection for the last vicunas and to initiate studies for its conservation.

I. Range and Present Stocks

There are few reliable sources on the vicuna's former distribution. Krumbiegel (1944, 1952) reports already in 1943 that the southern range is in latitude 33° S while it was still common in middle Chile 100 years ago (in 1850, recorded by Gillis after Krumbiegel 1943), Osgood (1943) records on the other hand: "... confined to rather remote parts of the higher Andes" and "that knowledge of this animal in Chile is very scanty and the southern limits of its range are much in doubt". More recent data are available by Koford (1957) and Röhrs (1958), the latter states the southern limits of the range to be along the line Vallenar (Chile) – La Rioja (Argentine) in latitude 29° S. The expedition Herre / Röhrs was able to confirm vicunas personally in the Cachima mountains and near La Quiaca on the Argentina/Bolivian boundary. While Röhrs assumed that vicunas occur definitely in the northern provinces of Argentina (Salta and Jujuy), we must presume that only small groups were able to survive until today in remote areas of the northern cordillera within these provinces. This has been reported to me by W. Everts who has just returned from a zoological expedition to Argentina. C. Cordier informed me that only small groups are expected to exist still in Chile along its northeastern boundary with Bolivia in the latitude of Sabaya – Sajama (Fig. 1).

Summing up the situation in Chile and Argentina we can state that vicunas are nearly exterminated in these countries and that we can not expect more than 100 individuals. I do not share the opinion of Bate (1968) that the vicuna is already eliminated from these countries until this is confirmed by comprehensive studies.

More detailed information is available from the 2 present main distribution areas of the vicuna. Grimwood (1969) estimates that 5 000 to 10 000 animals remain in Peru. After my work in Bolivia I came to the conclusion there may be hardly more than 1000 to 1500 in this country. Today the northern boundary of its distribution is to be found in latitude 9° 30' in the Peruvian province of Ancash. Grimwood's estimation, that the vicuna has never occurred north of 9° 30' S cannot be supported, because there are several statements which mention vicunas in these areas (Allen 1942, Cardozo 1957, Cabrera & Yepes 1960. This report is also incompatible with the fact that vicunas still occurred in historical times in Ecuador. Röhrs (1957) mentions that the northern range of the vicuna was between Junin and Cerro de Pasco in 1956/57.

On the basis of this summary we can assume a total population of about 10 000 animals today. This implies that nearly 400 000 have been slaughtered during the past 20 years, which corresponds to an annual average of 20 000. Also this uncontrolled hunting caused a reduction in the range of the vicuna, and thus there are only insular populations left within its former distribution area. Grimwood (1969) calculated that in these areas the largest numbers are still to be found in Peru. Because comprehensive stock-taking is the basis for all future conservation attempts, it is to be regretted that similar studies are not available from other „Vicuna-countries". To close this gap in the case of Bolivia, is one aim of this paper. Some of the presented data result from my own observation tours during a 6 month stay in Bolivia, others were obtained from observations by R. Pujol, a member of the Museum of Natural History in Paris and by C. Cordier, an animal catcher of very good international reputation, who has worked many years in this country. I want to express my very sincere appreciation and gratitude to both of them. Grateful acknowledgement is also made to Dr. A. Cardozo

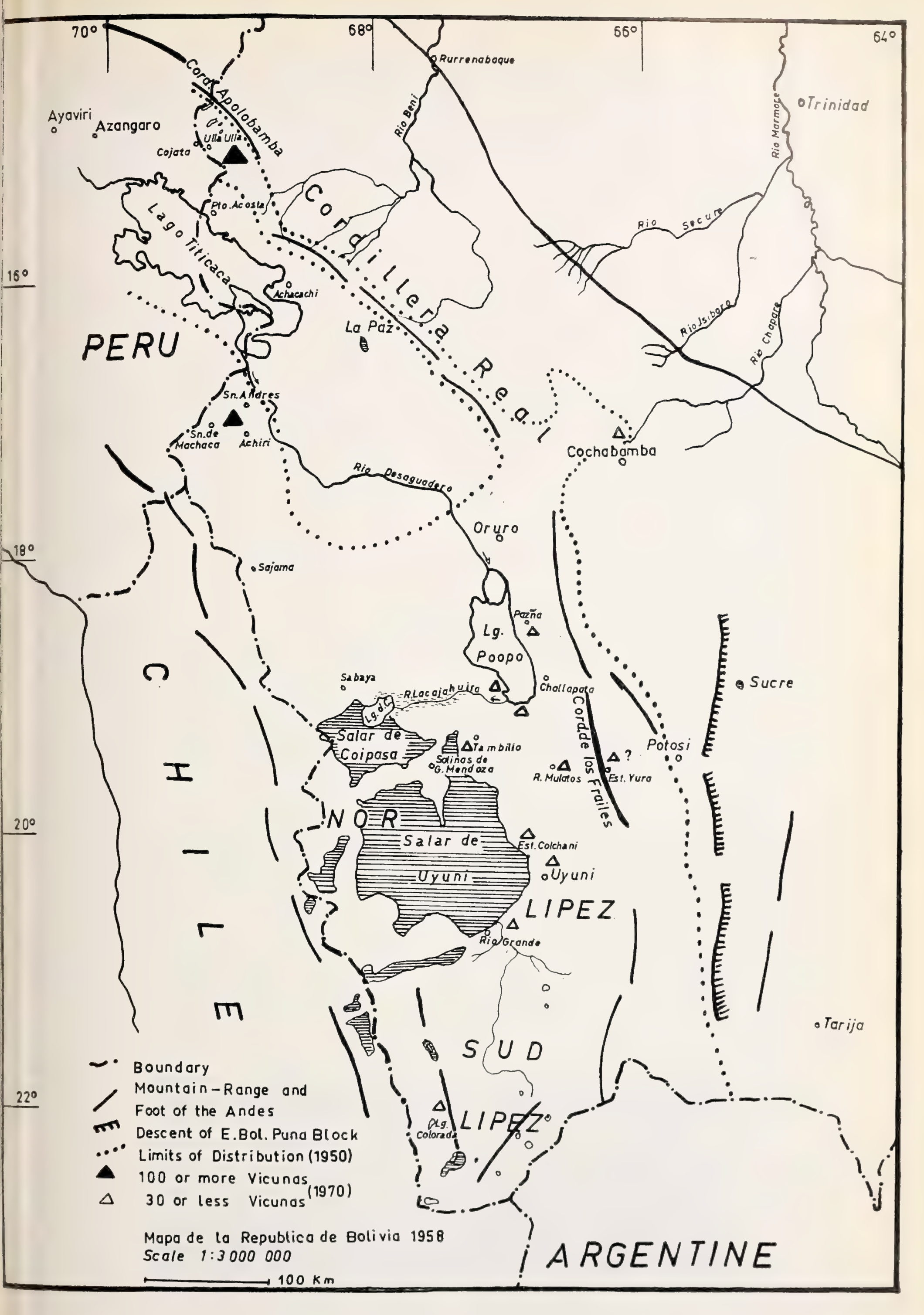


Fig. 1. Distribution of the vicuna in Bolivia

for his encouraging and unselfish aid, moreover I am very much obliged to Ing. P. Baptista and W. Terrazas from the Dpto. Forestal Caza Pesca, who supplied me with information and accompanied me on my trips. However, I am fully aware that these statements can not be definitive, despite this co-operation, and they will have to be completed by further studies. Yet they do represent a broad survey of the whole Bolivian situation and give the approximate numbers of the present vicuna-population in this country.

II. Distribution of the Vicuna in Bolivia

1. Former distribution

Authentic new information is only made available by Koford (1957) and the South American Expedition Herre / Röhrs 1956/57. From these records and my own investigations as well as from support of Prof. Dr. Dr. Herre, to whom I want to express my gratitude, it is possible to establish the following picture of the vicuna's distribution 20 years ago (see Fig. 1).

a. Altiplano: The Bolivian Altiplano, including the edges of the Salar de Uyuni and Salar de Coipasa have been populated continuously by vicunas, even though in varying density, around 1950 (Cardozo pers. comm., Röhrs 1957). Due to the sparse vegetation (see below), and the dry conditions the population density was certainly always very low. Koford's estimation of 1 vicuna per 400—500 ha is surely right, if not even too low for many areas. Nearly half of the vicuna's range in Bolivia is situated in these dry areas south of the Salar de Uyuni and Lago Poopo. This area comprises about 90 000 km², and accordingly it could carry only a maximum of 20 000 animals. For 1950 Koford assumed there may be a maximum of 150 000 specimens outside Peru; even if we suppose these figures to be very high, one can expect that this marginal area still carried an important vicuna population despite its low density 20 years ago. Parts of the eastern Altiplano, particularly the eastern rim of the Oruro-Lago Poopo basin are more humid and thus make a more luxurious vegetation possible, on the basis of which a higher vicuna concentration can thrive. But this favourable climate produces on the other hand an increase in the human population density which implies a higher concentration and competition by domestic stock and an intensified pressure on the vicunas due to increased hunting. Therefore it can be assumed that vicunas have certainly not been more plentiful in this region than in the south.

b. Cordillera: The cordillera which encloses the Altiplano in the E and W has to be considered as another traditional lebensraum (habitat) and in suitable biotopes vicunas are found up to the snowline (5300 m), Fig. 2. Not only dry gravel plains are populated, but particularly so-called moist puna-areas ("bofedal" or "patano"). I could



Fig. 2. Vicunas on a gravel plain near the snow-line

make my own observations on this in the southern (Cord. de los Frailes) and northern parts of the eastern Cord. Herre (pers. comm.) observed as well high vicuna concentration in the Cord. west of Potosi. All these bofedals represent well watered vicuna biotops which were once densely populated by this species. But due to severe competition by livestock and overhunting by people, vicunas have been displaced as well, to an increasing extent particularly during the last 20 years (s. b.).

2. Present distribution (Fig. 1)

a. Altiplano: Statements on the southern part of the Altiplano refer mostly to reports by Pujol and Cordier.

Sud-Lipez: Pujol observed 7—8 animals without lambs 3 km north of Laguna Colorada (5.69) and Cordier met with a tropp of 7 animals near the lagoon. Both agree to the fact that large troops are hardly seen in the whole area between Uyuni and Laguna Verde in the extreme south. Pujol saw none and also Cordier holds the opinion that one will never meet more than 3—4 vicunas. On account of the sparse vegetation the vicuna density was always very low here, but now we must presume that it is about to disappear totally, in particular because no young animals have been reported. If family bands had been observed we must fear that lambs have been killed by poachers.

Nor-Lipez — Lago Poopo: Pujol reported 8 vicunas and one yearling from the eastern parts of the Salar de Uyuni (6. 5. 69) and 10—12 vicunas 8—10 km north of Uyuni without lambs. I did not find vicunas myself when I travelled in the same area between Challapata and Uyuni on 31. 5. and 1. 6. Due to inquiries a small group (of about 10) is said to occur east of Rio Mulatos (Pampa de Chiru). Cordier reports 25 vicunas from the south of Salar de Uyuni near the railway station of Rio Grande near to the place were the river of the same name enters the salar. This observation originates from 1963 and it is doubtful if this troop exists still in the same number.

Smaller populations occur around the southern part of Lago Poopo and along its eastern shore, a small troop of about 11 animals near Pazna and others between Tambillo and Salinas de Garci Mendoza (Cordier pers. comm.). Because it is likely that modest numbers of vicunas remain undiscovered in remote areas, we may assume that there exist still about 100 to 150 animals in the districts of Sud and Nor Lipez.

NW of Lg. Poopo — Oruro — Sajama — Sabaya: Here the vicuna is considered to be nearly exterminated (Cardozo per. comm.). Cordier did not find any, on one of his extensive travels from Oruro following the railwayline to the north and then turning westward to the Sajama from there along the Chilenean boundary to Sabaya and then south to the Salar de Uyuni. Even in remote areas NW of Sabaya the vicuna seems to be exterminated. Some troops are only said to persist on the Chilean side, but there they are persecuted by Carabineros with cars.

b. Eastern Cordillera: 6 to 8 years ago the area around the Est. Yura (Cord. de los Frailes) was populated by hundreds of vicunas. When I visited this area in June 1969 we did not find a single vicuna nor did we see any tracks despite travelling in distant pampas and descending into remote valleys. Apart from one troop which possibly still exists southwest of the railway station we must assume that they are exterminated. The situation is similar in other good vicuna habitats. Due to extermination most of this country is uninhabited, and also domestic stock is hardly to be found (Fig. 8). In the cordillera north of Cochabamba another small population exists. The largest continuous concentration of vicunas in Bolivia occurs in the Cordillera de Apolobamba around the village of Ulla-Ulla. According to my own investigations (Jungius 1970) I expect about 150 animals there. To the south near Pumasani persist other small troops of altogether 25 animals (Nogales pers. comm.). If we include

remote areas which have not been inspected, but where possibly vicunas still live, we can estimate a total population of 300 to 400 specimens in the eastern cordillera.

c. Foreland of the western cordillera and Altiplano westward of Rio Desaguadero until the Sajama: Assured reports are available from the area around Salinas de Machaca where about 120 vicunas occur with 40 to 50 near Huacarani in the north, 20—30 near San Andres and another 20—30 between Santiago de Machaca and Achiri. From there to the south only negative information has been obtained. If vicunas exist at all, there can only be small scattered troops.

Summary and Conclusion

Resulting from the presented information, the vicuna stocks of Bolivia can be estimated to include about 1000 and maximum 1500 animals. The largest population exists in the extreme northwest in the Apolobamba around Ulla-Ulla. Further isolated populations occur in the eastern cordillera and along the western boundary of Bolivia south of Lake Titicaca. These groups may be rebuilt and increased to larger populations under careful management.

In the dry and desert puna of the southern Altiplano the situation must be considered to be very dangerous, because only a few scattered troops seem to have survived. Due to the low numbers the difficult living conditions and the low rate of reproduction (compared with better biotopes) survival for the future must be doubtful, if appropriate precautions for its conservation are not undertaken immediately.

III. Evolution and Utilization of the Vicuna Habitats in Bolivia

From the statements made above one can deduce that the vicuna has been nearly eliminated from all good habitats. The reason for this was overhunting and the competition for pasture and space by livestock. Apart from this, small vicuna populations succeeded in surviving in remote parts with poor vegetation which always constituted characteristic vicuna habitats (with low population densities), if permanent water was available.

Today the dry regions of the western and southern Altiplano and the dry gravel plains of the higher puna areas, have to be considered as typical areas of retreat. Due to the low development of these marginal areas, its inaccessability and the low human population density, the vicuna managed to escape extermination. For the conservationist these last refuges of the vicuna are of great importance for the future protection of the species. Therefore these regions should be subjected to a quick ecological survey, on the basis of which alone decisive actions for the vicuna's conservation can be started.

1. Altiplano

The Altiplano is a high mountain plateau in the zone of the "tierra helada" which is divided up by several basins and rolling mountain ranges. It drops from Lake Titicaca in the north (3912 m) to the salars in the south (3671 m). Despite the fairly uniform character, sharp contrasts are created by the climate due to decreasing average temperature and precipitation towards the south and the west. These contrasts are very obvious between the north and the south and between east and west. According to higher rainfall the area around Lake Titicaca and the eastern rim of the basin Oruro-Poopo belongs to the "moist puna belt", the other part, which makes up the majority, is the so-called "dry puna belt", which extends in the extreme south into the "dessert puna" where the Salar de Uyuni, Salar de Coipasa and numerous small salt lakes and extensive dry gravel plains and sandy stretches are to be found (nomenclature after Troll 1968).

From our two different but traditional vicuna biotopes the zone of the dry and desert puna is the only one which is still utilized by the species today. This area represents a semi-arid country which is characterized by the following vegetation: Tola shrub of the genus Lepidophyllum, bunch grasses like Festuca orthophylla, numerous cushion plants like Azorella sp. (llareta, Fig. 8) and a cushionlike cactus Opuntia lagopus. In between this dominant vegetation many small rosette-like plants are interspersed (Werneria sp., Malvacea, etc.) short grasses and herbs, which constitute the main diet of the vicuna. Particularly on the rocky plains the vegetation is so sparsely scattered that the plants are only noticeable after a close examination. On the basis of this poor vegetation only a small number of herbivores can be permitted. PEARSON (1960) reports only a very low plant production for this biotope and states an annual harvest of 3 kg per ha for the Peruvian-Chilean dry puna, emanating from a total dry material of 2000 kg/ha. In the transitional area to the very dry south and in the regions near to the Salars, we may even calculate a lower production. This low productivity prevents large herds of herbivores from entering most parts of this region. Particularly alpacas appear in great numbers and form large concentrations (Fig. 3), which are tied to a more luxurious vegetation cover. Therefore only wild animals are able to exploit this biotope successfully, among which must be mentioned: vicuna, andean deer, many rodents like *Ctenomys, Galea, Lagidium, Chinchilla, Acodon* and others; among birds *Pterocnemia pennata, Notoprocta* sp., *Thinocorus* sp., *Tinamotis* sp., and many more. Especially the vicuna and these birds are highly specialized to life in these wide high mountain plains (MANN 1968), their slender bodies, long legs and extended necks, can be regarded as to be very typical adaptations for running.



Fig. 3. High alpaca density in a good habitat (Photo by the South-American-Expedition HERRE/RÖHRS 1956)

If we consider the adaptations of the vicuna more closely, it becomes obvious that territorial behaviour and the social structure are also decisive elements for the successful utilization of this area. Territorialism prevents crowding which would cause overgrazing and further competition, the second point prevents the formation of large herds which would soon cause trampling and food shortage. Vicunas move through these zones in small troops and are always well fed. By producing high quality wool and delicious meat on lands which are not suitable for agriculture or livestock-

breeding, the vicuna is able to represent an important resource if subjected to a sound management. Yet, on account of uncontrolled and reckless hunting this resource has been brought to the limits of its productive capacity.

2. Cordillera

The Altiplano is surrounded by high mountain ranges in the east and the west. The Bolivian Eastern-Cordillera, the peaks of which reach up to 6000 m into the "tierra nevada", will be discussed in detail because of its very typical appearance.

Between these mountain chains we always find small valleys or large basins which are dissected by rivers and creeks or occupied by lakes. Being situated right under the snow-line (5300 m) they are supplied with water all year round. Therefore a luxurious vegetation grows and extensive peat-bogs are formed, which are covered by hard and dense cushion plants, among which Distichia muscoides dominates, mixed with other species like Senecio sp., Calamagrostis sp., Werneria sp., as well as hygrophilous herbs, grasses and other Juncaceas. This succulent vegetation composes the preferred diet of the vicuna (Koford 1957, Röhrs 1957, Cabrera and Yepes 1960, own obs.). By offering these exellent living conditions this biotop represents a very traditional vicuna habitat in the mountains. However, most of these areas have been opened up to an increasing extent for alpacas, which is the most important food competitor of the vicuna.

Particularly studies in African National Parks demonstrated that various species with the same food-requirements can use the same pasture only under certain conditions:

1. Different ecological niches of the habitat are occupied.
2. One species (usually the lower ranking one) retires into marginal areas and uses another forage, which is ignored by its competitors. Thus the inferior one takes over a new nutritive resource.
3. The same habitat is utilized at different times (see Jungius 1971, Lamprey 1963, Child and Richter 1969).

The vicuna ranks as the inferior species in this interspecific competition for space and food. Therefore it normally retires from animals which appear in large herds like alpacas. Vicunas gather only in small social units which are mostly territorial (family bands, see below). Because of its behaviour patterns the vicuna avoids association with other species, like many other herbivores (Jungius 1971), which results in its total displacement from the favourite feeding sites in the central valleys. Another possibility for separating species which feed on the same pasture, is different activity patterns. However, because vicuna and alpaca are diurnal grazers which rest at night, habitat

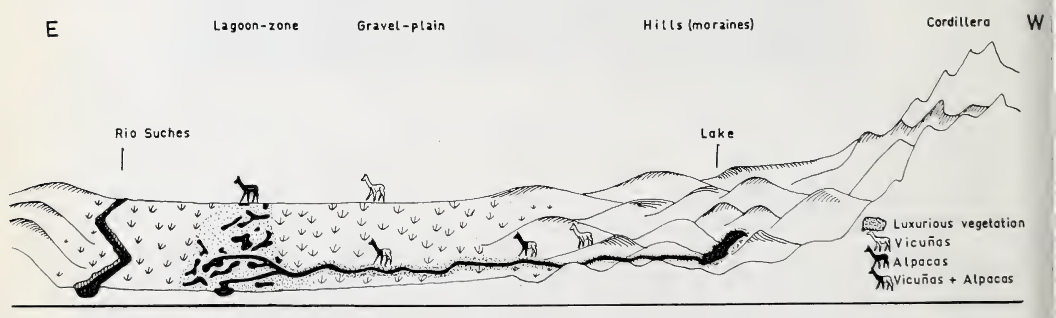


Fig. 4. Vegetation-zones at Ulla-Ulla from East to West and their utilization by alpacas and vicuans.

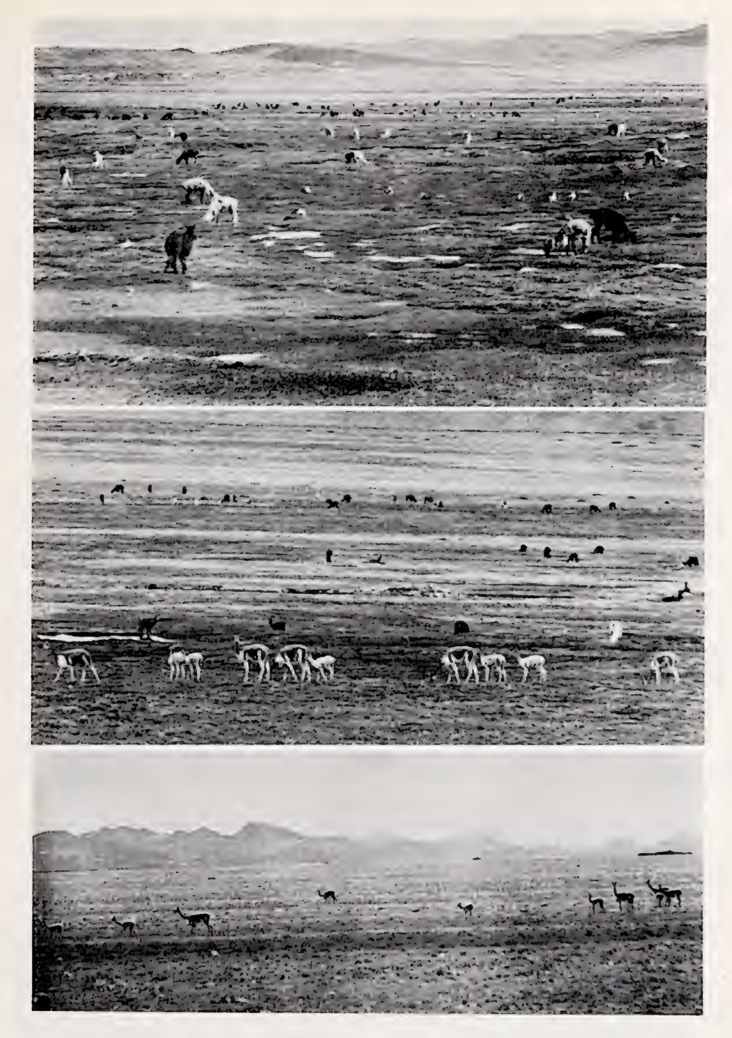


Fig. 5 (above). Alpaca concentration in a well watered habitat with luxurious vegetation at Ulla-Ulla. — *Fig. 6 (Middle)* Vicunas grazing on the outskirts of the well watered pampa and on the gravel plain, displaced by alpacas (in the background) — *Fig. 7* (below). Vicunas on a gravel plain in the Cord. de Apolobamba

utilization at different times is not possible. This results in the vicuna being forced to retire into another ecological niche, which is normally avoided by its competitors and which it utilizes almost on its own. This area is made up by the dry slopes, the gravel plains and the rolling morain country, which often joins the peat-bogs in the valleys and remains free from alpacas. An example for this situation is the region around Ulla-Ulla (Fig. 4).

The luxurious vegetation of the valley is occupied by tens of thousands of alpacas (Fig. 5) the concentration of which has already reached the carrying capacity of the range and parts of the biotope frequently show results of overgrazing. These large alpaca associations forced the vicunas to leave the favourite pasture and to retire into the bordering areas where the moist vegetation peters out, onto the transition areas of

the dry slopes (Fig. 6) and mainly on to the dry gravel plains (Fig. 7). Another preferred grazing site extends along the rivers and creeks which come from the mountains and intersect the dry slopes (Fig. 4). These riverine zones are normally only very narrow and often used by alpacas as well, when moving around during their daily activity. Because vicunas normally stay at a distance of 50 to 100 m away from alpacas, or even walk away further when they are accompanied by men and dogs, this causes the total expulsion of vicunas from good pasture and displacement to areas with poor vegetation having inferior nutritive value, which may have negative effects on the animals condition and health.

The ability of the vicuna to make use of biotopes with poor vegetation if permanent water is available, is very significant and in the future this feature should be more exploited under the principles of modern wildlife management. Moreover I was able to ascertain that vicunas utilize the river zones more intensively than alpacas, which appear only sporadically. The river forms the central zone ("core area") of the vicuna's territory. It is visited for daily drinking and frequented for grazing, because of its rich succulent vegetation. But despite this the dry slopes are used as well, whereas alpacas graze just the luxurious vegetation and in doing so they move down or up the river, continuously disturbing the vicunas (which are territorial or site-attached) or even displace them for hours, particularly if they are accompanied by people and dogs. According to this, vicunas have only temporary access to the water and therefore they need large areas for their maintenance. Without being molested, vicunas would be able to live permanently along the rivers and utilize their rich vegetation, their territorial needs would be much smaller because of increasing nutritive value, which would permit a higher population density on the other hand. If properly developed and carefully managed vicunas would represent in these areas a much greater economic advantage for the local people than the alpacas do by utilizing this zone only sporadically, for a higher concentration of vicunas would imply:

1. tourist attraction,
2. high yields of good quality wool which could be harvested once a year or every second year by shearing the animals.



Fig. 8. Good vicuna habitat in the Cord. de los Frailes, surrounded by dry hills (in the left Azorella sp.)

However, the situation of Ulla-Ulla can not be generalized. I had this experience when visiting the Cord. de los Frailes (Fig. 1). Extensive, peat-bogs of the puna type and other well watered areas were once populated densely by vicunas. Without severe or no competition by livestock high vicuna concentrations still existed there in 1957 (Herre per. comm.). When I came to this place in 1969, the vicuna was practically exterminated (see above), without livestock taking over its place, thus leaving a most valuable high mountain habitat nearly uninhabited (Fig. 8).

Bolivia, a developing country, is making great efforts to develop its natural resources in the eastern lowlands, should become aware that there are still many resources on the Altiplano which are of great potential economical, educational and cultural value, the productivity of which has been destroyed. If vicunas could be reintroduced to these areas, protected and carefully managed, a situation could be created which would produce additional income for the national economy and provide new possibilities for intensified studies and new research for national and international wildlife biologists and other scientists.

IV. Biology and Reproduction

A detailed study of these questions has been presented by Koford (1957). Yet, it is necessary to explain some objectives briefly and to add my own observations to elucidate the whole situation.

Apart from solitary animals two social groups of vicunas have to be distinguished, the family parties and the bachelor herds.

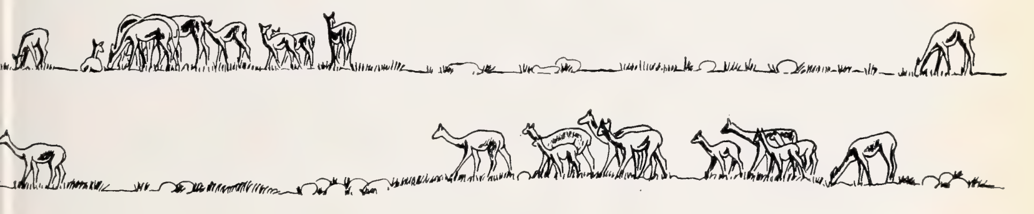


Fig. 9 (above). Vicunas family, the ♂ grazes apart from the ♀♀ and young. — *Fig. 10 (below).* Vicuna family on the move, lead by the ♂

Family parties (or bands) consist of several ♀♀ with young and are led by an adult ♂. They live in territories, the size of which depends on the availability of food and water. In the field, families are easily recognized due to lambs and their social organization. The male normally feeds alone, and stays 20 to 100 m away from the rest, which mostly form a close association (Fig. 9); when moving around, the ♂ leeds the band (Fig. 10). On the contrary, bachelor herds represent a leaderless aggregation (or concentration) of young or adult ♂♂ without any social order. They do not occupy territories but move around in so-called home ranges.

Adult ♀♀ give birth to a single lamb between February and March (Cabrera et al. 1960, Koford 1957). Koford found that about 17—18 % of the whole vicuna population are juveniles (less than one year old). According to my observations at Ulla-Ulla the percentage was even 19 % (in April and September). Koford reports a ratio of 100 ♀♀; 46 lambs for a good biotope at Hyalarco (Peru). At Ulla-Ulla, where the majority of the vicunas live on dry plains, with occasional access to the rivers, the ratio was 100 ♀♀ : 43 lambs. These are very good results if one takes the less favourable habitat into consideration. This was achieved through the presence of two game wardens who prevented poaching.



Fig. 11. Rounding up of vicunas at Cala-Cala, in the background stonewall of the enclosure (Photo by the South-American-Expedition HERRE/RÖHRS 1956)

The annual increase for Pampa de Galeras (Vicuna reserve in Peru) has been stated to be 26 % (DOUROJEANNI, 1968). This achievement is attributed to intensified protection and the favourable habitat. However, it must be considered that this data differs by 7—8 % from those of other wild populations and therefore it can be supposed that apart from juveniles, animals are included, which migrated into the reserve from adjacent areas due to relatively undisturbed living conditions (less persecution). How successfully small vicuna stocks can be increased under careful management is also demonstrated on the hacienda Cala-Cala (Peru). In 1919 20—30 vicunas were released in an area which was surrounded by stone walls (Fig. 11). Today about 600 individuals are said to live there (GRIMWOOD 1969). In 1951 400 animals occurred (KOFORD 1957) and in 1957 500 (HERRE 1963). Whether the maximum density has already been reached today, must be left to further investigations (see below).

V. Protection and Conservation

The opinion of many modern zoologists and conservationists tends more and more to the fact that nature conservation and species-conservation, can no longer only aim at protecting threatened animals and communities only in national parks and reserves (HERRE 1963, 1969). These institutions are of course extremely important for guided research, education and tourism and often represent the only possibility to conserve large mammals, immense herds of game, predators or other biological and ecological particularities, but for comprehensive and broad nature conservation they are very often inadequate. Particularly in developing countries of Asia and South America, where successful parks hardly exist, we must realize that permanent conservation of wild animals is possible only, if a harmonious coexistence with the human population and their demands and the domestic stocks becomes established. It is impossible to expect from these people to set aside parts of their country for national parks, or to protect a wild animal because of its beauty, its rarety or due to its scientific value. Their traditional use of the environment for hundreds of years, their demand for meat and other animal products impede the understanding of the new situation which has created a menace for most wild animal populations due to modern weapons and human overpopulation. Therefore in developing countries long term conservation projects will only be successful, if priority is given to economic grounds, and by

demonstrating the benefit to the people which they can obtain if wild animals are subjected to a sound management. On account of its ability to utilize marginal areas which are unsuitable for agriculture and stock-breeding, the vicuna is well qualified for such projects and represents a natural resource for the underdeveloped areas of the Altiplano and the higher cordillera, which until now has been overexploited leading to near exhaustion.

Tourist attraction and utilization on the scale of wildlife management are the two great possibilities which large vicuna populations represent.

1. Tourism

The vicuna is one of the characteristic species of the highlands and because of its graceful shape and elegance one of the main attractions for the Bolivian and foreign tourist alike. To attract these people and to guide tourism, reserves should be established which then would produce additional income for the local inhabitants. By this the vicuna would soon become an economically important factor for the residents (Jungius 1970 a) and due to the benefits which derive from its existence these people would change their attitude towards this animal and develop an interest in its protection.

At the moment there exists only one Vicuna Reserve. This is Pampa de Galeras in Peru (60 000 ha, about 5 000 vicunas). It was established in 1964 and since then the number of vicunas has increased. This can not only be attributed to the presence of game wardens who prevented poaching on a large scala and thus allowed more young to be raized (see above), but as well to the fact that vicunas migrated to this area, attracted by better living conditions. This phenomenon is very common and does not only appear here. First this was reported from African national parks (Stevenson-Hamilton 1957, Jungius 1971) where such events are well-known even in our day, for instance if we think of the increasing inflow of game, particularly elephants, into the Krüger National Park from the adjacent territories of Mosambique and Rhodesia (Pienaar pers. comm.), where they are subjected to intensive hunting.

The increase of the vicunas in Pampa Galeras is a great success for Peru and the reserve in particular. But it is still insufficient in regard to comprehensive vicuna conservation, because these stocks are by no means adequate to secure the vicuna's survival in the future. Therefore further reserves should be established, especially those for which preparatory work has already been undertaken, but the development of which ceased, due to lack of a financial support. In Peru: "Parque Nacional del Huascarán" (Dourojeanni 1968), and in Bolivia Ulla-Ulla (Jungius 1970).

2. Management of vicuna populations

For the successful management of the vicuna and for the creation of more reserves it is extremely necessary to start first with a comprehensive stock taking. Research on the entire situation of the vicuna should be undertaken and investigations should be made, where it would be wisest to apply the first means of conservation. Fundamental research on the basis of which better protection and management could have been achieved, were undertaken by Koford (1957). Because many questions could only be raised by him, many studies in the field of biology, ecology, population dynamics, and ethology need to be undertaken.

However, every biologist and nature conservator who plans to work in South American National Parks and Reserves must first realize, that it can not be the intention of prospective projects to transfer the resident campesinos and their alpacas from the area, because this is clearly politically impossible. Therefore all future

approaches must try to combine and balance these human elements with conservation attempts and aspire to establish a sound coexistence and co-operation. To make this true, numerous studies are necessary which have already been discussed in detail at another place (JUNGIUS 1970, HERRE/JUNGIUS 1970), and therefore only a broad outline may be presented here.

a. Competition vicuna – domesticated animals, vicuna – other wildlife (besides other mammals, waterbirds, in particular the large flocks of Andean geese have to be considered).
b. What are the possibilities for a sound coexistence of all involved groups (vicunas, other wildlife, resident people, livestock).
c. How can vicuna populations be increased with a minimum of harmful effects to the animal breeders. Apart from means of game management and pasture management, possibilities should be evaluated to improve the quality of the alpaca stocks by modern breeding techniques, for instance the wool quality could be raised by selecting appropriate animals with the finest and softest fiber and of vicuna colour, which is already very expensive. By this a reduction of the alpaca numbers would be possible without financial loss and thus additional space would become available to wild animals.
d. Research on possibilities to subject large vicuna populations in the future to a controlled management, studies on game ranching, wool qualities, wool utilization (Inca management), cropping schemes etc.

Special attention must be paid to the question of the vicuna's "domestication", which has been raised repeatedly and for the success of which the hacienda Cala-Cala is always quoted, where 500–600 animals are reported to exist today (GRIMWOOD 1969).

The breeder of these vicunas was Sr. PAREDES who started with a founder population of about 20 animals in 1919. However, this population did not remain pureblooded, because vicunas were crossbred with alpacas and lamas. If we examine this process under the aspects of modern genetics, the following results may derive from this:

1. The whole gene composition of a population is called the gene pool, from which every individual of the species gets a certain part, but it never possesses all genes (WRIGHT 1945, MAYR 1963, HERRE 1965). This entails that the individuals of a species differ phenotypically and genotypically from each other, however, without leaving the species type, only within which fertile reproduction is possible (HERRE 1961, 1962, 1964, 1965). Moreover MAYR (1963) points out that in wild populations allelie genes are not principally responsible for the inheritance of corresponding characters (homozygosity), but that heterozygosity is the rule. Apart from this it must be mentioned that many hereditary factors do not become effective in large populations (recessive genes), but remain hidden as so-called kryptotypes (OSCHE 1965, HERRE 1965). If we start breeding a small closed population isolated from the parental population, the following results may be obtained:
   a. Due to a low number of individuals the genetic diversity is drastically reduced (MAYR 1963).
   b. A large population starts from a small stock. In this process heterozygozity and the variability of characters increases, because most mutations are polygenic. According to the small founder population the possibilities for genetic recombinations increase as well, which can result in the creation of new characters.
   c. A similar appearance of gene recombination may be effected by changing the original or natural conditions of selection, due to which the genetic variation of the founder population is very often altered, new characteristics are established which shift or change the normal pattern of variation considerably, as is well
   demonstrated by the process of domestication (HERRE/RÖHRS 1971). Therefore

the new pattern of variation may be different from that of the parental population (genetic revolution, MAYR 1963).

If we apply this knowledge to the closed population of Cala-Cala, we can deduce that by breeding small groups of individuals continuously, the danger may occur that F-generations are produced, in which changes in the gene composition are possible due to a lack of natural selection or as a result of different selecting factors, by reason of which the "normal" appearance of the species is no longer maintained. Because only a small population of about 10 000 vicunas remains, such development must be observed anxiously and carefully. It can not be the aim of the vicuna's conservation to protect a certain type which appears to the conservationist as most "natural" or of outstanding "beauty", the view should be to protect a species as a whole within its natural bounds of variation.

2. PAREDES started very early to breed Paco-Vicunas (KOFORD 1957, HERRE 1963). These animals result from cross-breeding vicuna and alpaca (normally Suri race) and combine the high wool quality of the vicuna with the high wool-producting capacity of the alpaca. New investigations by HERRE (1952, 1953) and FALLET (1961) confirmed the statements of late, great mammalogists like HECK, KLATT, LÖNNBERG, TROUESSART, that the alpaca and the lama derive from the guanaco. Therefore crossing vicuna and alpaca implies interbreeding of two species, which can only be achieved by applying particular expedients, and result in frequent sterility of the hybrids.

These hybrids were not isolated from the other individuals, neither selected on fertility for further breeding attempts, but left uncontrolled running around with the vicunas. This may have had incalculable consequences for the genetic composition of the remaining vicunas, which can not be overlooked today. Slides from Cala-Cala, produced by the South American Expedition HERRE/RÖHRS 1957, show already many vicunas which deviate from the normal picture of the species considerably, and seem to represent either paco-vicunas, lama-vicunas, or bastards between vicuna and paco-vicunas or lama-vicunas.

From this we may conclude, that due to uncontrolled keeping conditions of vicunas, lamas, alpacas and hybrids an extensive crossbreeding and mixing of the population was possible, resulting in a hybrid population of 150—200 specimens today (GRIMWOOD 1969). This implies that only 400 to 450 vicunas are left at Cala-Cala. Whether the majority of these is still of pure blood or affected by interbreeding and gene revolution, which may have caused considerable deviations from the normal picture of the species, must be left to further investigations which are very much needed before this area is opened up and the animals allowed to move around unimpeded. For the same reasons the redistribution of these animals for purposes of restocking must also be avoided.

At the moment the future of Cala-Cala is very uncertain, because of the Peruvian Government's Agrarian Reform. But as the preservation of this institution is of great importance for the local campesinos, the Peruvian Government, and national and international scientists alike, I want to submit some recommendations for the further maintenance of this farm. On account of the biological conditions, the technical installations (buildings, enclosures, tools etc.) and the sociological situation (Reform Agraria) this area does not lend itself at the moment to establishing a national park, but there exist very favourable conditions to create here an agricultural experimental station. This would solve best the difficult social-political situation and moreover be to the greatest benefit to the residents, who are now about to take over the administration and responsibility of this extensive estate. The partition of Cala-Cala would be very unfavourable, because the huge vicuna concentration would be destroyed which is the only basis for a successful management on a large scale. Moreover it is first necessary to investigate to what extent the vicuna population has remained pure, to avoid threats

to the purity of other small populations on nearby farms (like Checayani), which could lead to the crash of several neighboring populations due to their low numbers and thus produce an immense economic and cultural loss.

If run by the government or by the local community of the campesinos, this experimental station could evaluate the practical experience from many decades and continue the work on a scientific basis. With the assistance of Peruvian teachers and international experts, young Peruvians could obtain an all-round education in the field of animal breeding, animal husbandry, domestication problems, game-ranching etc. (see below). To start this, the following activities are recommended:

1. To maintain pure-blood vicuna stocks outside the hacienda, efforts should be made to avoid catching vicunas on Cala-Cala for reintroduction purposes into other areas or for breeding in zoos.
2. It is indispensable to ascertain to what degree vicunas are mixed with alpacas and lamas.
3. Hybrids should be separated from vicunas and kept isolated.
4. To supply the vicunas with new blood, breeding with new individuals from outside (possibly Pampa Galeras) should start.
5. Guided cross-breeding of vicuna ♂♂ and alpaca ♀♀ should be started on the basis of modern genetic knowledge. Experiments on artificial insemination should be commenced. If this were successful any number of paco-vicunas could be produced quickly which could be used until the end of their lives (8—10 years).
6. Research on physiology, reproduction, competition, wool qualities and wool production (for instance how often the animals may be shorn) pasture management, parasites and their control, etc.
7. Apart from this there is the unique possibility to investigate to what extent vicunas may be subjected to economical game ranching (catching of vicunas for shearing, harvesting of surplus males) since the necessary facilities already exist.

3. Improvement of the alpaca-stocks as a means of vicuna-conservation

With regards to increased production of high yields of good quality wool, an improvement of the wool quality of alpacas should be attempted. Thus the needs of the industry for fine fibres could be satisfied and the stress would be taken from the vicuna. The South America Expedition Herre/Röhrs 1957 brought wool-samples from alpacas which are of similar quality and fineness to vicuna wool. Therefore it can be positively assumed that large stocks of alpacas with the finest fibres, of vicuna colour and vicuna quality could be bred by selection with modern genetic knowledge. As well as the higher wool-production, alpacas have the advantage that their wool is longer and is thus easier to use in spinning. That there must already be a considerable amount of alpaca wool on the market, may be elucidated by the following facts:

In 1965 for instance, Bolivia exported 5 t of vicuna wool. If one considers that one vicuna produces annually 120—180 grams of wool, one can deduce that this represents material from 27 000 — 40 000 animals. Until now vicunas can not be shorn in this quantities (see above) and therefore the animals had to be hunted and killed. If we assume that from 1950 to 1970 about 400 000 vicunas had been slaughtered (see above), this implies about 20 000 per year in the whole range (during the early fifties this figure was certainly exceeded, and in the late sixties the numbers did not come up to this estimate). As there are similar export data from other years, we may deduce with certainty that they are too high and beyond the productive capacity of the vicuna even under these conditions of overexploitation. Moreover it must be taken into consideration, that not all products from hunted

vicunas were exported, for a considerable amount remains always in the country (national industry, tourism, local consumption). Therefore this may support the estimation that about half or 1/3 of the exported vicuna wool was made up by alpaca products under the seal of "vicuna quality". A similar classification for high-grade quality could be given to alpaca wool which really could compare with that of the vicuna due to scientific breeding and careful selection. By this the requirements for high quality wool would be satisfied without subjecting the last vicunas to a dangerous and severe harvesting, which they cannot withstand at the present moment.

Summary

Because of overhunting nearly 400 000 vicunas have been eliminated during the last 20 years. There remained a world population of about 10 000 individuals, 1000 to 1500 of those are found in Bolivia. They survived in small populations or in scattered groups in the dryest areas of the Altiplano and in remote valleys of the Cordillera.

The vicuna represents a very important natural resource for the residents of the Andean Highlands, the development of which would be to their great benefit. A comprehensive protection of the vicuna can only be achieved on the basis of a close co-operation with the local people. By starting a far reaching public relations campaign and educational programme, one could raise their commercial and cultural interests in the protection of this species.

The vicuna uses the habitat very often more intensively then domestic animals, particularly due to the ability to graze on very poor and short vegetation it utilizes areas which are not suitable for livestock or agriculture. Moreover it represents one of the main attractions for tourism. To attract these people, reserves should be established which raise the income of local people and provide facilities for education and research.

The situation of Cala-Cala is discussed where a "semi-domesticated" herd of about 400 vicunas exists. Due to the start from a small founder population and extensive cross-breeding with alpacas and lamas it is very uncertain to what extent the vicunas remained pure. Therefore distribution of these animals to zoos and other areas must be avoided until intensive studies have been undertaken. At the moment it would be best to establish here an agricultural experimental station, where research on game ranching and other possibilities of the vicuna's commercialisation could be investigated.

Zusammenfassung

Durch unkontrollierte Bejagung wurden in den letzten 20 Jahren fast 400 000 Vicunas ausgerottet. Die heutige Gesamtpopulation umfaßt ca. 10 000 Tiere, von denen noch 1000 bis 1500 in Bolivien existieren. Sie leben in kleinen Populationen oder in verstreuten Gruppen in den trockensten Gebieten des Altiplano oder in abgelegenen Tälern der Kordillere.

Für die Bewohner des Andenhochlandes stellt das Vicuna eine sehr bedeutende natürliche Hilfsquelle dar, deren Erschließung ihnen großen wirtschaftlichen Nutzen bringen würde. Ein umfangreicher Vicunaschutz kann aber nur in enger Zusammenarbeit mit der einheimischen Bevölkerung erreicht werden. Durch ein weitreichendes Erziehungs- und Aufklärungsprogramm, könnte ihr wirtschaftliches und kulturelles Interesse am Schutz dieser Art geweckt werden.

Oftmals nutzt das Vicuna den Lebensraum intensiver als Haustiere, besonders durch seine Fähigkeit spärliche und kurze Vegetation zu beweiden, erschließt es Gebiete, die für Haustiere oder Landwirtschaft unzugänglich sind. Weiterhin stellt es eine Hauptattraktion für den Tourismus dar. Um diese Menschen anzuziehen, sollten Reservate eingerichtet werden, die zugleich das Einkommen der Einheimischen heben und Möglichkeiten für Erziehung und Forschung bieten würden.

Die Situation von Cala-Cala wird erörtert, wo eine „halbdomestizierte" Herde von fast 400 Vicunas lebt. Weil dieser Bestand seinen Ausgang von einer kleinen Gründerpopulation nahm, in die zum andern Alpakas und Lamas eingekreuzt wurden, ist es sehr ungewiß bis zu welchem Grade diese Vicunas reinblütig geblieben sind. Darum muß vermieden werden, diese Tiere in andere Gebiete zu überführen oder an Zoos zu verkaufen, bevor nicht eingehende Studien durchgeführt worden sind. Zur Zeit würde es am günstigsten sein, hier eine landwirtschaftliche Versuchsstation einzurichten, wo Fragen des "game-ranching" und andere Möglichkeiten der wirtschaftlichen Nutzung des Vicunas bearbeitet werden können.

Literature

Allen, G. M. (1942): Extinct and vanishing mammals of the western hemisphere with the marine species of all the oceans. Amer. Committee Internat. Wild Life Protection. Special Publ. No. 11 XV.

BATE, M. (1968): The extermination of the vicuna. Animals **68**, 85—89.
CABRERA, A., and YEPES, J. (1960): Mammiferos Sudamericanos. 2 Ed. Buenos Aires.
CARDOZO, A. (1954): Auquenidos, La Paz.
CHILD, G., and RICHTER, W. VON (1969): Observations on ecology and behaviour of Lechwe, Puku and Waterbuck along the Chobe River, Botswana. Z. Säugetierkunde **34**, 275—295.
DOUROJEANNI, M. J. (1968): Estado actual de la conservatión de la flora y de la fauna en el perú. Ciencia interamericana, vol. 9, nos. 1—6; 1—12. OEA Washington, D. C.
EATON, G. F. (1925): Food animals of the Peruvian Highlands. Congrès International des Americanistes, XXI Sess., 2. part. Göteborg Museum: 61—66.
FALLET, M. (1961): Vergleichende Untersuchungen zur Wollbildung südamerikanischer Tylopoden. Z. Tierz. Züchtgsbiol. **75**, 34—56.
GRIMWOOD, I. R. (1969): Notes on the distribution and status of some Peruvian mammals. Am. Com. Int. Wild Life Protection and N. Y. Zool. Soc. Spec. Publ. **21**.
HERRE, W. (1952): Studien über die wilden und domestizierten Tylopoden Südamerikas. Zool. Garten N. F. 19: 70—98.
— (1953): Die Herkunft des Alpaka. Säugetierkundl. Mitteilungen 1, **4**, 176—177.
— (1961): Der Rasse und Artbegriff. Handb. d. Tierzüchtung III/1, Hamburg: 1—24.
— (1962): Zur Problematik des Verhältnisses innerartlicher Ausformung zu zwischenartlichen Umbildungen. Zool. Anz. **169**, 68—77.
— (1963): Einiges vom Vicuna, dem zierlichen Bergkamel. Freunde des Kölner Zoo, **1**, 6. Jahrg.
— (1963 a): Gedanken zu Problemen des Schutzes von Säugetieren. Z. Säugetierkunde **28**, 1—7.
— (1964): Zur Problematik der innerartlichen Ausformung bei Tieren. Zool. Anz. **172**, 403 bis 425.
— (1965): Probleme und Aufgaben moderner Säugetierkunde. Z. Säugetierkunde **30**, 60—62.
— (1967): Gedanken zur Erhaltung des Wildpferdes, Equus przewalskii Poljakow, 1887. Equus (Berlin) I: 304—328.
— (1969): Probleme und Tatsachen modernen Naturschutzes. Natur und Landschaft. 44 Jahrg., **4**, 79—81.
HERRE, W., and JUNGIUS, H. (1970): Minutes presented to the 36th meeting of the SSC, Zürich 6. 8.—8. 8. 70 (unpublished).
HERRE, W., and RÖHRS, M. (1971): Domestikation und Stammesgeschichte in G. HEBERER: Evolution der Organismen. 3. Auflage.
HORCKHEIMER, H. (1960): Nahrung und Nahrungsgewinnung im vorspanischen Peru. Bibl. Ibero-Amer., Colloquium-Verlag Berlin.
JUNGIUS, H. (1971): The biology of the reedbuck (*Redunca arundinum* Boddaert, 1785) Mammalia depicta, in press.
— (1970): An appraisal of the possibilities to set up a system of national parks and equivalent reserves in Bolivia and recommendations for its development. Unesco publ.
KIRK, G. (1968): Säugetierschutz, Stuttgart.
KOFORD, C. B. (1957): The vicuna and the puna. Ecological Monographs, **27**, 2.
KRUMBIEGEL, I. (1944): Die neuweltlichen Tylopoden. Zool. Anz. **145**, 45—70.
— (1952): Lamas. Neue Brehmbücherei 54.
LAMPREY, H. F. (1963): Ecological separation of the large mammal species in the Tarangire Game Reserve, Tanganyika. E. Af. Wildlife Journal **1**, 63—92.
MANN, G. (1968): Die Ökosysteme Südamerikas, in: Biogeography and Ecology of South America by E. J. Fittkau, J. Illies, H. Klinge, G. H. Schwabe, H. Sioli. The Hague.
MAYR, E. (1963): Animal species and evolution. Cambridge, Mass.
OSCHE, G. (1965): Über latente Potenzen und ihre Rolle im Evolutionsgeschehen. Zool. Anz. **174**, 411—440.
OSGOOD, H. (1943): The mammals of Chile.
PEARSON, O. P. (1960): Biology of the subterranean rodents, Ctenomys in Peru. Mem. Mus. Hist. Nat. "Javier Prado" **9**, 1—56.
RÖHRS, M. (1957): Ökologische Beobachtungen an wildlebenden Tylopoden Südamerikas. Verh. Dtsch. Zool. Ges.: 538—554.
STEVENSON-HAMILTON, J. (1957): Wild Life in South Africa. London.
TROLL, C. (1968): The cordilleras of the tropical Americas. Colloquium Geographicum, Geogr. Inst. Uni. Bonn. Bd. 9: 15—75.
WRIGHT, J. (1940): The statistical consequences of Mendelian Heredity in relation to specification. In: Huxley, J., The New Systematics. London: 161—183.

Author's address: Dr. HARTMUT JUNGIUS, World Wildlife Found, Ch - 1110 Morges

Cerebro-Cortical Surface Areas, Volumes, Lengths of Gyri and their Interdependence in Mammals, Including Man[1]

By HANS ELIAS and DAVID SCHWARTZ

Department of Anatomy, Chicago Medical School

Eingang des Ms. 5. 3. 1970

The importance of brain size from the standpoint of evolution and of "intelligence" has been emphasized by numerous authors. Good reviews of the subject are those by BLINKOV and GLEZER (1968) and by HOLLOWAY (1968).

The major points of emphasis in the past have been the ratio of brain weight or brain volume to body weight and the line of evolution leading from the insectivores to man.

Less easily accessible to measurement than weight and volume has been the surface area of the cerebral cortex and especially of the paleo- and neocortex. This parameter is of great significance because together with measurements of cortical thickness, the number of possible synapses would depend on the cortical surface area and on cell density per volume (now being determined by Dr. Herbert HAUG in Kiel). This surface area depends on the total volume of the telencephalon and its degree of folding.

It seemed of interest to compare representatives of several, taxonomically far separated mammalian classes, rather than to confine ourselves to the customary approach of following a line of evolution within a restricted group of mammals.

The determination of cortical surface areas was a task which presented our predecessors with enormous technical difficulties. Nevertheles, the problem has been tackled successfully and with superhuman patience and industry by BAILLARGER (1895), H. WAGNER (1864), R. WAGNER (1864), HENNEBERG (1910, 1911), ARESU (1914), LEBOUCQ (1929), NAYRAC (1930) and others.

The development of stereological methods permitted us to analyze 48 brains within a period of two years.

Some of our early results have been published (ELIAS, KOLODNY and SCHWARTZ, 1967, ELIAS, HAUG, LANGE, SCHLENSKA and SCHWARTZ 1969 and ELIAS and SCHWARTZ 1969). But in the present paper everything is coordinated.

The human brain served as a standard with which other brains might be compared. Measurements were undertaken on 20 adult human brains, most from cases with well documented histories. Since most of them were accident and murder cases, the majority of the victims were physically healthy.

The following is a brief survey of taxonomical units studied: Marsupials: Mouse Opossum 1 case; Opossum 3 cases; Kangaroo 2 cases; Wallaby 1 case.

Carnivores: Coyote 2 cases; Fox 3 cases; Raccoon 3 cases; Dog 2 cases..

Primates: Man 20 cases.

Toothed Whales: Baird's Dolphin 2 cases; Bottlenose Dolphin 4 cases; Risso's Dolphin 1 case; Pilot Whale 3 cases; False Killer 1 case.

We are indebted to Drs. AUGUST HENNIG and MELVIN DIPERT for much important advice.

Methods

Most of the brains were immersed in 20 % formalin made up with saline and kept in the fixative for 2 to 3 months. A few were fixed by perfusion through the carotid and vertebral arteries from the arch of the aorta.

[1] Supported By USPHS grant NB-7104.

Table 1

Calf brains

	Whole brains				Blocks cut out of brains	
	Fresh		After 2 months in 20 % formalin in saline		After fixation	After paraffin embedding
	g	cm³	g	cm³	cm³	cm³
Calf 1	235	220	240	225	6.744	4.390
Calf 2	203	189	190	175	7.359	4.530
Calf 3	195	180	195	180	11.665	6.388
Calf 4	203	200	200	200	5.905	3.517
Calf 5	240	220	225	220	4.212	2.559
Sum	1076	1009	1050	1000	35.885	21.384
Average	215	201	210	200	7.177	4.276
Average Shrinkage	0.9 % by volume				41 % by volume	

Volumes were determined by water immersion. A container was partially filled with water and its weight recorded. The brains were, then, immersed into the water, but kept suspended by a string. The difference of weight recorded by the scale in grams equals the volume of the brains. Subsequently the brain was permitted to drop to the bottom of the container. The new difference of scale readings equals the weight.

Five brains of calves were measured before and after formalin fixation. Some shrank slightly while others became a little larger. The volume change averaged 0.9 % (table 1) a difference smaller than the accuracy of the scale. Among the human brains whose fresh volume could be determined the change averaged 13 % (table 2). However, when fresh human brains are immersed in water for volume determination, the ventricles can bie filled excessively. This cannot be avoided, because these precious specimens must be handled with great gentleness. Later when the brains are immersed in the fixative, and suspended in the refrigerator in a plastic bag to prevent distortion, the walls of the bag press the excess fluid out of the ventricles. Therefore, we assume the shrinkage observed in the calf brains to be more realistic than the volume differences in human brains. In fact, in a few cases we immersed fresh human brains up to three times and obtained a different reading each time, the differences reached 12 % in one individual brain, again due to different filling of the ventricles.

The volume of a single human lateral ventricle, after fixation, is given by Blinkov and Glezer (1968) as ranging between 4.3 and 56.6 cm³. Our comparisons between fresh and

Table 2

Human brains — fresh vs. fixed volume

	Apparent fresh volume (including filled ventricles)	Fixed volume (ventricles mostly emptied through compression)
	cm³	cm³
Case 4	1364	1135
Case 14	1025	965
Case 15	1256	1100
Case 16	1303	1120
Case 18	1174	965
Case 19	985	825
Case 20	1060	996
Sum volume	8167	7106
Average	1166	1015
Apparent reduction in volume	13 %	

fixed human brains would imply that one lateral ventrical can reach 300 cm^3 in volume, a number much higher than the maximum quoted by BLINKOV and GLEZER. We can account for this great apparent volume as follows: A lateral ventrical has a crossection similar to a crescent. Since fresh brain is very soft, the walls can be made to recede to such an extent that the cross section becomes circular, thus greatly exceeding a crescent in area. This great expansion is not possible when the brain is enclosed in the cranium or in a hanging plastic bag.

It should be emphasized that, according to the Archimedian principle it is indifferent, whether the ventricles are filled with water or with air, as long as the total specific gravity remains above 1.

A much greater shrinkage was to be expected with our paraffin and celloidin embedded brains. A shrinkage factor was determined, using the same 5 calf brains, by cutting parallelepipeds out of the fixed brain and measuring their edges with calipers. The volume was then computed as the product of length · height · width. After embedding, the parallelepiped's new volume was again determined and the average shrinkage was found to be about 41 %. (see table 1). Since paraffin and celloidin embedded material is subject to such enormous shrinkage all the measurements on which this paper reports concern wet, formalin fixed specimens, except for the extremely small Marmosa which was paraffin embedded. In the quantitative table, the values are corrected for the shrinkage, of the Marmosa brain.

After removal of the brainstem by a cut through the level of the superior colliculi, the cerebrum was divided into the two hemispheres. In the case of human and cetacean brains, the hemispheres were cut into slices of equal thickness by means of an electric meat slicer, and each slice was sealed with some formol in a plastic bag.

In the case of smaller brains, slicing was performed with a straight razor and the slices were embedded side by side in gelatine. After cooling the gelatine slab was, likewise, sealed with some formol in a plastic bag. No shrinkage or swelling occured during or after gelatine embedding.

One hemisphere was cut into "frontal" slices, the other into "horizontal" slices. The designation of frontal versus horizontal is made in analogy to the human brain. In reality, in the marsupials and carnivores the true frontal plane (parallel to the forehead) is practically horizontal. In the whales, the brain is tilted almost 90° forward when compared with the human brain. Therefore the words "frontal" and "horizontal" can be taken literally only for human brains. In cetacean and carnivore cases, our term "frontal" means perpendicular to the body of the corpus callosum and the word "horizontal" means parallel to the body of the corpus callosum. But in the marsupials, in which the corpus callosum is represented by a cylindrical bundle, "frontal" means perpendicular to the long axis of the brain, while "horizontal" means parallel to the lower edge of the maxilla.

Stereological Procedures

A. Surface Area Determination

If a solid is penetrated by several straight lines, the number of points in which these lines intersect its surface is proportional to the surface area (fig. 1).

After slicing, penetrating lines can be substituted by lines superimposed upon the cut surfaces of the slices (fig. 2).

Surface determination by the method of line intersections was introduced by SMITH and GUTTMANN (1953). According to a formula especially useful for brain measurements, derived by HENNIG (1957),

$$S = 2 \cdot P \cdot t \cdot h, \qquad (1)$$

where S is the absolute value of the surface area to be measured, t is the average thickness of the slices and h is the distance between parallel test lines (h stands for height because the letter d is used for another parameter in stereology).

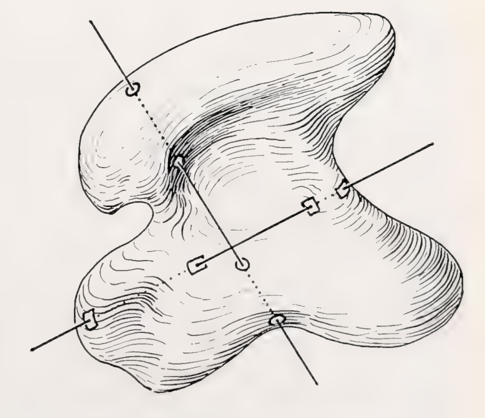


Fig. 1. A solid pierced by test-lines

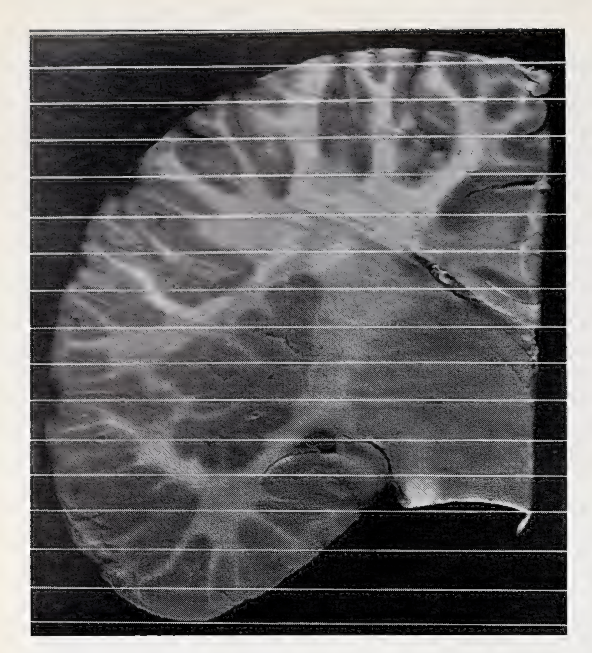


Fig. 2. Slice through the right cerebral hemisphere of a brain of *Delphinus bairdii,* with equidistant, transverse lines, engraved on a plate of plexiglas, superimposed

In practice, we superimpose a plastic plate upon the brain slices. The plastic plate has parallel, equidistant lines engraved into it. "Engraving" of the lines is done with a sharp kitchen knife along a metal ruler. The plastic plate is layed upon the plastic bag, the lines in contact with it, to avoid parallax. The plastic bag prevents filling of the engraved lines with liquid.

Prior to slicing, the length and height of the brain are measured with calipers (a very large, wooden pair of calipers was constructed to measure human and cetacean brains). Though the slicer is set to the approximate desired thickness (3—10 mm according to brain size) the average thickness is found by dividing the measured length (for frontal cuts) or height (for horizontal cuts) by the number of slices.

The calculation of t may be slightly incorrect for the following reason:

Slight deviations of cutting (i. e. whether perpendicular or parallel to the corpus callosum) are inevitable, because slicing is accomplished with the medial surface laying down, so that the person who operates the slicer does not see the corpus callosum. As a consequence of a deviation from the correct angle of sectioning, an error in the computation of slice thickness may result; for, as stated above, t in formula (1) is found by dividing the measured length or height of the hemisphere by the number of slices, it being assumed that this length or height had been measured at the exact angle of 90° to the direction of cut.

To evaluate the error due to a faulty cutting direction several brains were measured for height and length by means of calipers determining at first the length and height with exact reference to the corpus callosum. Then the calipers were tilted by 10° in both directions, a deviation in cutting direction greater than ever committed.

In 5 out of 6 such tests, a deviation of the cutting direction from the horizontal produced as would be expected, a greater number of slices in oblong brains and hence lead to a smaller calculated t. Therefore the estimate of the surface area would be too low.

Conversely, tilting of the cutting direction against the true frontal plane reduced the number of slices in 5 out of 6 experiments, leading to a calculated t higher than the true thickness. This will produce a surface estimate greater than the true value.

For the broad brains of Cetacea the effect is the reverse.

Therefore, errors due to faulty t determination are largely compensated when both hemispheres are averaged.

Consider a sagittal section through a cerebral hemisphere as an ellipse with the corpus callosum parallel to its long axis. Let a be the long and b the short axis. Precise "horizontal" cutting will produce $\frac{b}{t}$ slices; precise frontral sections $\frac{a}{t}$, slices, a is

the longest, b the shortest caliper diameter of the ellipse. Thus when tilting the ellipse about a transverse axis (perpendicular to the sagittal plane), we obtain a caliper diameter d, so that $b < d < a$. Since t is calculated under the tacit assumption that $d = b$, the calculated t will be higher than real for most frontal slices and lower than real for most horizontally cut brains.

Figure 3 attempts to visualize this effect schematically. If cutting in the correct direction, we obtain 3 horizontal and 7 frontal slices out of the model. When tilted by 35° the model yields 5 horizontal and 6 "frontal" slices. In our practical work, the tilting is, of course, minimal compared to this model. Since real brains are not accurate ellipsoids, the deviations by tilting in opposite direction are not symmetrical.

Only in human brains no such faulty cutting angle appears, because instead of the corpus callosum, the human brain offers a base line which remains always in sight, and which can be aligned with the ridges of the meat cutter. This line connects the lowest point of the temporal lobe with the lowest point of the occipital lobe, with the pre-occipital notch in between.

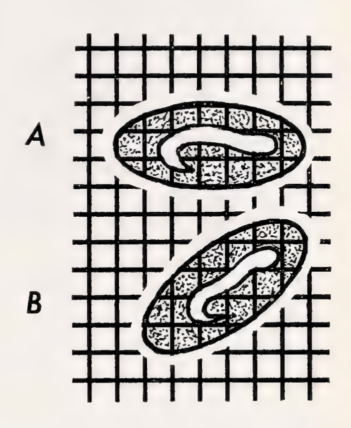


Fig. 3. A model for the cause of possible incorrect thickness determination of slices by involuntary tilting

In a cetacean brain (*Tursiops truncatus* 2) the true height measured was 10.05 cm. Tilting the calipers 10° forward, the apparent height was 10.17 cm, tilting it 10° backward, it measured 10.17 cm. The maximum variance is then 0.12 cm. This would affect the calculated t maximally by $+\frac{0.12}{n}$ or by $+ 0.12\,\%$. A statistically acceptable estimate of the standard deviation fort t would be 1/6 of this value, i. e $\sigma_{t\ horizontal} \cong + 0.02\,\%$.

By the same method the standard deviation for frontal section thickniss is found to be $\sigma_{t\ frontal} \simeq \pm 0.05\,\%$. For a dog $\sigma_{t\ horizontal} \simeq + 0.0166\,\%$ and $\sigma_{t\ frontal} \simeq 0.015\,\%$; for a raccoon $\sigma_{t\ horizontal} \cong - 0.0066\,\%$ and $\sigma_{t\ frontal} \cong - 0.0166\,\%$.

Since in 5 out of 6 measurements, the length appeared shorter than real after rotation and the height appeared greater than real in the same number of tests, we believe that in practice, discrepancies between the two hemispheres due to faulty t determination compensate each other when the calculated surface areas of both hemispheres are added.

The average of the deviation among the various kinds of animals is $\sigma = 0.0209$.

Intersection counts are made on every slice. The point counts of intersections of the lines with the pia-cortex boundary yields P in the above formula. Where a test line crosses a sulcus, 2 points are counted, because two portions of cortex are in contact with the pia at such a location. Tangent points and external points are counted once (fig. 4).

Only one direction of lines would be needed, if the sulci and gyri were arranged at random. However, this is usually not the case. In marsupials and in some of the carnivores, the brains are oblong; and the sulci and gyri show a preferential longitudinal arrangement (fig. 5).

For example, if the surface area of one hemisphere of coyote 1 were determined from longitudinal lines, it would be 60 cm², were it derived from vertical lines it would be 119 cm² and from transverse lines (average from both hemispheres), 121 cm². The brains of odontocete whales are broader than long (fig. 6), and there is a slight tendency for us ulci and gyri to run transversely. In *Delphinus* 3, for example, longitudinal lines yielded 968.4 cm² vertical lines gave 882.7 cm² and transverse

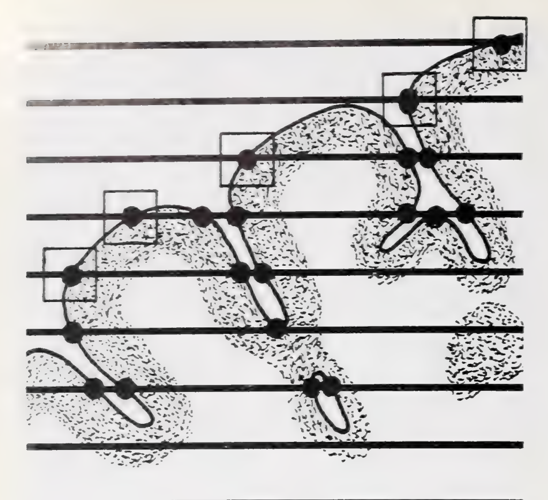


Fig. 4. Diagram to illustrate the point count method for the determination of total surface (black dots) and of external surface (squares)

lines indicated a surface area of 862.7 for one hemisphere. These differences indicate preferred orientation of gyri in a transverse direction. But the anisotropy is much lower than in the coyote. In the human brain, such anisotropy, though present, is even less obvious.

Although, to our knowledge, no numerical index for preferred orientation has been worked out, one can gain a superficial impression of anisotropy by comparing point counts in two directions made on series of slices through individual hemispheres (table 3).

To eliminate errors in surface determination due to preferential orientation (anisotropy), test lines must be layed through the brain in three directions perpendicular to each other (fig. 7), and the counts from all three directions must be averaged. Vertical lines can be layed over frontal slices only (fig. 7, B), transverse lines (fig. 7, A) can be layed over both frontal and horizontal slices. Longitudinal lines can be layed over horizontal slices only (fig. 7, C). Even a superficial inspection of figure 7 shows that a surface estimate based on longitudinal lines only would be too low for the coyote, an animal whose brain is oblong; while transverse and vertical lines would yield too high a figure. Therefore, the values obtained for the three directions of space must be averaged.

In cetacean brains which are broader than long and high, transverse lines yield

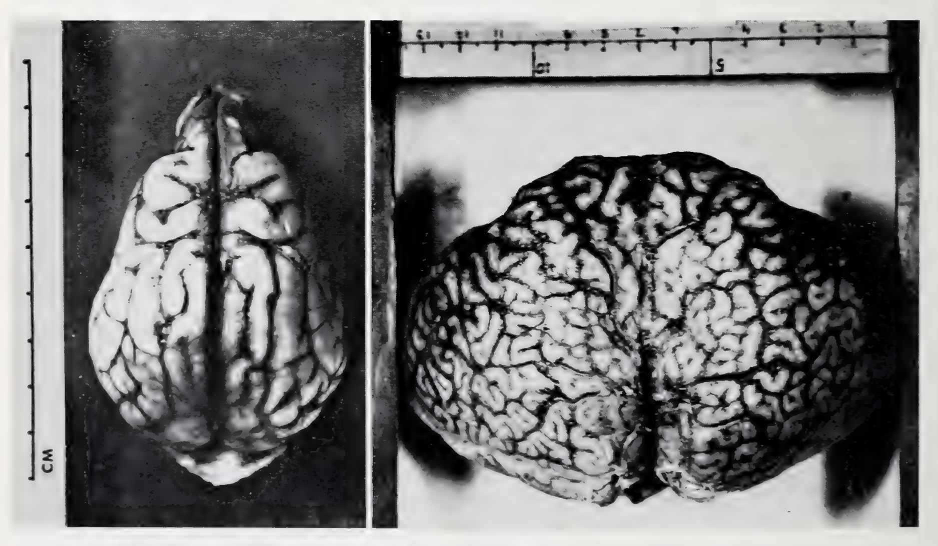


Fig. 5 (left). Brain of a coyote *(Canis latrans)* — *Fig. 6 (right).* Brain of a pacific dolphin *(Delphinus bairdii)*

Table 3

Surface areas (cm^2) of individual hemispheres calculated from point counts in each of the two possible orientations of the line grid

L = Left hemisphere *R = Right hemisphere*

		Hemisphere	Longitudinal	Transverse	% deviation	Hemisphere	Vertical	Transverse	% devitation
Globicephala scammoni	3	R	2519	2378	6	L	3039	2591	15
Tursiops gillii	1	R	1436	1416	2	L	1432	1398	2
Tursiops truncatus	2	R	2062	1686	18	L	1742	1590	8
Delphinus bairdii	3	R	955	887	8	L	845	861	2
Vulpes (Fox)	3	L	46	88	48	R	92	74	10
Procyon (Raccoon)	3	L	66	81	19	R	70	85	18
Canis latrans (Coyote)	1	L	59	105	44	R	119	140	15
Didelphys (Oppossum)	2	L	3.9	8.7	55	R	6.0	7.8	23
Marmosa mitis (Mouse opossum)		R	0.69	1.35	49	L	1.42	1.62	12
Homo. Case	7	L	1228	1288	3	R	960	927	3
Homo. Case	12	R	1242	1202	4	L	1373	1361	1
Homo. Case	16	R	1146	1182	3	L	1265	1249	1

the lowest surface area estimate. In human brains which are moderately oblong, this discrepancy is low. Among our sample, the raccoon's brain provides the greatest uncertainty about its cortical surface area because the left hemisphere is, in each of our three cases, wider than the right; and one can cut each of the two hemispheres in one direction only. Thus the compensation from the combination of both hemispheres is imperfect. Is this an expression of "dominance"?

The number of intersections depends to a small degree on the accidental position of the superimposed grid. In figure 8 we see 10 intersections for the thick lines and 11 intersections for the thin test lines. Since in practical work counts must be made on every slice, the error is not great. To determine the accuracy of these point counts, we made thefollowing test on one Tursiops brain, one human and one raccoon.

The test plate was layed over each slice in the specified direction, and a point count was made; then the grid was displaced, in the direction perpendicular to the test lines, by one third the distance between lines ($\frac{h}{3}$), the lines remaining parallel to themselves. A second count was made and the procedure repeated. The results are shown in table 4. This test executed by two observers was used to determine the error of P in the equation for S.

These data were then analyzed with a computer by rows, columns and also by the individual „cells" of three counts apiece. The standard deviation (now a function of these 14 separate analyses) was reported out as 22. This standard deviation can be assumed to be representative of our method as a whole. 22 out of 1823 amounts to an error of less than $\pm$ 1.2 %.

We are now ready to put the computed standard deviations into the formula, comming from the theory of error propagation,

$$\sigma_S = 2(P \cdot h \cdot \sigma_t + P \cdot t \cdot \sigma_h + h \cdot t \cdot \sigma_p);$$

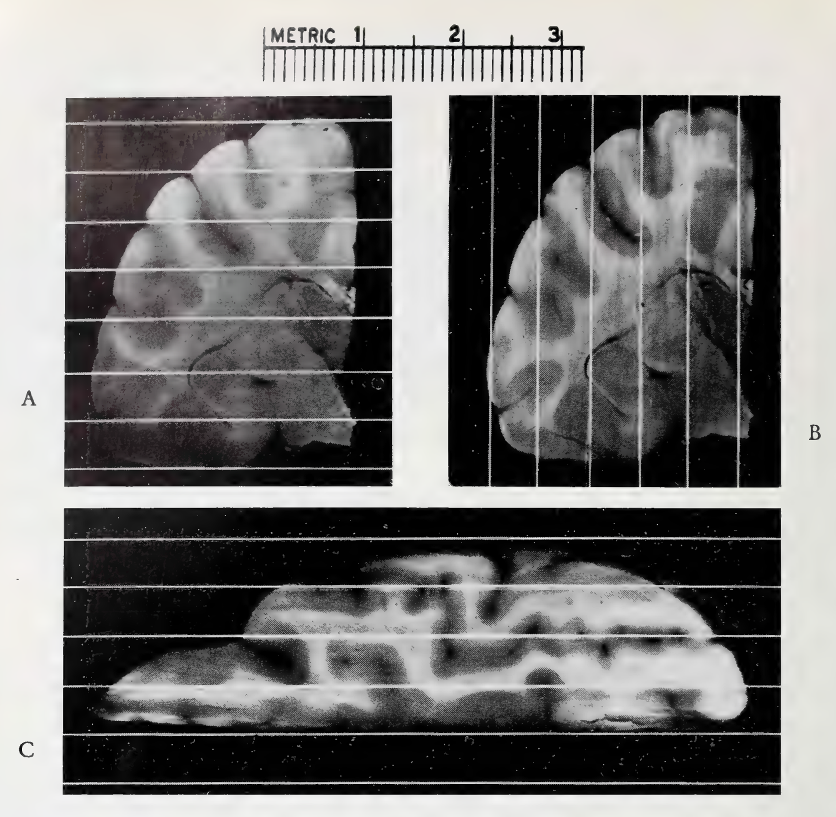


Fig. 7. Slices through individual hemispheres of a coyote brain with test-lines superimposed

but since $h = 1$ and $\sigma_h = 0$, the middle term in this equation disappears so that

$$\sigma_S = 2\,(P\sigma_t + t\sigma_p).$$

The average σ_t has been found to be 0.021. The average σ_p was 22. Again using Tursiops as representative of all the measurements, we insert $P = 1823$ and $t = 0.578$.

Thus, $$\sigma_S = 2\,(1823 \cdot 0.01 + 0.578 \cdot 22) \\ = 102,$$

resulting in a probable error of $\pm$ 5 % for one hemisphere. But for human brains in which t determination is more accurate than in others, for reasons explained above, the final error is less than this.

This statistical analysis was carried out for us by Dr. MERLIN DIPERT, Chief, Computer Center, Department of Biology, Argonne National Laboratories.

Fig. 8. A circle with test-lines superimposed, showing that a slight displacement of the test-lines can alter the intersection count. A tangent point has the value one.

B. Length of externally exposed gyri

It might be of interest to provide a method for the coarse estimation of the cerebrocorti-

Table 4

Personal bias

Intersection Counts	Worker	Left Longit.	Left Transv.	Right Transv.	Right Vertical
Tursiops gillii 2		1977	1733	1840	1903
	D. S.	2014	1732	1817	1955
		1972	1710	1830	1892
		1805	1883	1673	1755
	H. E.	1770	1888	1742	1734
		1786	1902	1701	1748
Raccoon 1	D. S.			451	380
	H. E.			397	342
Human case 19				772	829
	D. S.			765	839
				770	826
	H. E.			784	826
				773	819
				795	790

cal surface area from a measurement of the total length of superficially exposed gyri, so that paleontologists could obtain more quantitative information from endocranial casts. Therefore, we determined the length of the superficially exposed gyri in 17 human and 20 animal brains. The results are shown in fig. 9. Those gyri touching the falx and the tentorium were not measured, because they cannot, as a rule, yield impressions on the inside of the skull. Only in those few animals with an ossified tentorium (such as the toothed whales, the mink and the raccoon) and with a partially ossified falx cerebri might skeletal impressions be seen in fossils at these deep locations. Nevertheless, even in those animals tentorial and falcine surfaces were not included in length determinations. We fully realize that in the case of man and in some dolphins, the subarachnoid space is so wide that distinct impressions of gyri are not created on the inside of the cranium. But in many kinds of mammals such impressions are distinct enough to be useful.

To measure the length of these gyri, one can use a curvimeter (map-reading wheel) both for casts and for actual brains. But for the latter there is a better stereological method: The number of convexities in the external cortical surface is counted on each slice. If P is the number of convexities and t the average thickness of the slices, the total length of these gyri is

$$L = 2\,P\,t \qquad (2).$$

(Elias, Hennig and Schwartz 1971).

On several brains, the curvimeter was used before cutting and the point count method was applied after cutting. As table 5 shows, the results of both kinds of length determination agree very well. This double measurement provides, at the same time, experimental evidence for the accuracy of the formula.

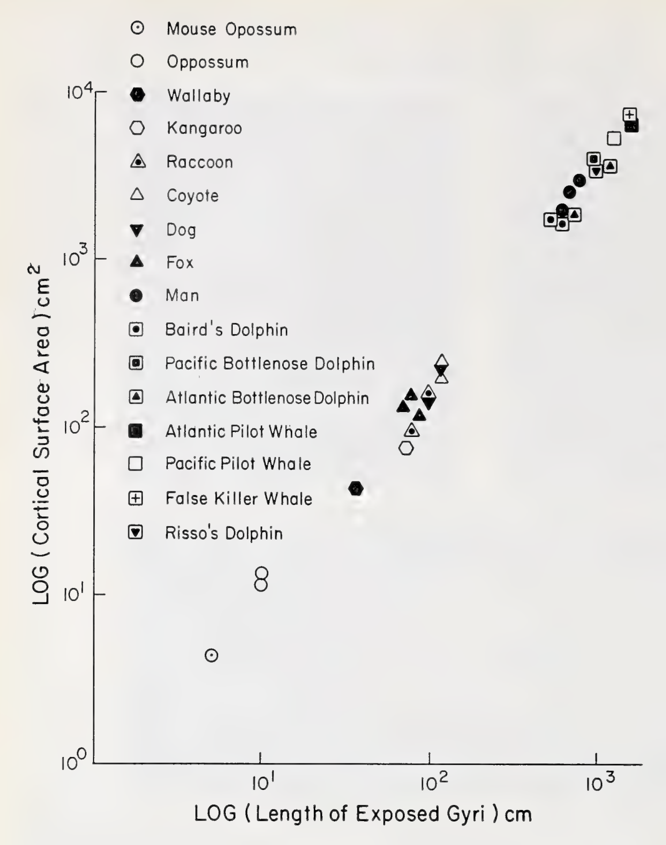


Fig. 9. Logarithms of the lengths of externally exposed gyri plotted against the logarithms of the cerebrocortical surface area of various mammals

C. Index of Folding

LEBOUCQ (1929) introduced the very useful concept of the "rapport" between the actual surface of a hemisphere and the calculated surface of a sphere of equal volume. The more complex the folding, the greater is this ratio. VON BONIN (1941), improved on this concept, substituting for it, the index of folding = that is the ratio of the entire surface area to the externally exposed surface area. He derived his values partially from disconnected data published in the literature and from his own measurements (still conducted with conventional slow methods). Stereologically, this index is found rapidly by making the above described point counts of line intersections with the entire pia-cortex boundary and a point count of intersections of the same test lines with only the perimeter of each slice. If the latter point count is given the value p, then, without calculating the surface areas, the index of folding is found immediately as

$$I = \frac{P}{p} \qquad (3),$$

(the ratio of black dots to white squares in figure 4).

Results

A. Human Brains

The length of superficially exposed gyri in our sample of 20 human brains ranges from 548 cm to 787 cm. The surface area of the neocortex ranges from 1952 cm^2 to 3031 cm^2. The index of folding ranges from 2.25 to 3.07.

The data of 20 human cases are given in table 6, arranged in the order of size of the cortical surface.

The study includes 9 males and 11 females. In the upper half size class (50%),

Table 5

	Length of gyri Determined with			
	Curvimeter		Stereological Methods	
	D. S.	H. E.	D. S.	H. E.
Globicephala scammoni	617 cm left	590 cm right	634 cm left	689 cm right
Tursiops gillii 1	424 cm left	429 cm right	416 cm left	412 cm right
Tursiops gillii 2	524 cm left	452 cm right	525 cm left	411 cm right
Vulpes fulva 2	66.1 cm total	76.2 cm total	64.7 cm total	

there were 5 male and 5 female brains. The most extensive cortical surface was that of a male. Also the least extensive cortex belonged to a male. Among the five largest brains (25 %) there was 1 male and 4 females.

Admittedly a sample of 20 cases is too small for valid conclusions. Nevertheless we are taking the liberty of making a few remarks concerning these numeral data.

The average cortical surface area of paleo- plus neocortex together was 2268 cm². The cortical surface averaged 2297 cm² in 9 males and 2257 cm² in 11 females, a difference of 0.9 % from the total average. In other words, there is no difference of cortical surface area between males and females in this sample, the probable error of all measurements being ± 5 % (see above).

The question of whether there exists a correlation between cortical area and intellectual accomplishment appears, at first sight, to be answerable in the affirmative, since the two persons in this sample who had reached the highest intellectual level had the largest cortical area.

Among them was a man and a woman. Should future studies confirm this cursory impression it should be kept in mind that it is probable that greater brain surface and higher intelligence are mutually interdependent. For BENETT, ROSENZWEIG and DIAMOND (1969) have shown that rats exposed to an enriched environment developed, postnatally, larger brains than their litter mates who grew up under impoverished conditions. On the other hand, BRESLER and BITTERMAN (1969) obtained better learning performance in fish whose brain volume they had surgically increased during early embryonic stages.

The third largest cortex was possessed by a „feable minded“ woman, an inmate of an asylum. Her brain, however, showed bilateral depressions in areas 40, 44 and 45. It may be assumed that there existed a deficiency of white matter under these cortical areas resulting in loss of auditory coordination and aphasia, by deficiency in short and medium-long association fibers.

B. Non-human Brains

Among non-primate mammals we selected three taxonomic groups very distant from each other; and within each group we investigated a variety of species. The results of the marsupial brains will be found in table 7, those of carnivore brains in table 8 and those of the Odontoceta (toothed whales, including dolphins) in table 9.

Among the four taxonomic groups included in this work, only the marsupials are represented by extremes in the evolutionary scale, the opossums and the kangaroos (the wallaby is very closely related to the kangaroos and would be identified as such

Table 6

Human brains

Case	Body height m	Sex	Age	Personality	Volume of whole brain (fixed) cm^3	Volume of cerebrum only (rostral from red nucleus) cm^3	Surface area of cerebral cortex cm^2	Length of exposed gyri cm	Index of folding	Remarks
1	1.65	M	40	University graduate. Health Administrator.	1265	1015	3031	787	3.04	
2	1.81	F	55	Physician. Many hobbies.	1320	1160	2672	716	3.04	Unusually extensive striate cortex
3	1.58	F	26	Idiotic inmate of asylum, epileptic.	1310	1170	2530	678	3.06	Trigone and operculum (areas 44 & 45), laryngeal field of area 4, and portion of supramarginal gyrus (area 40) sunken in on both sides.
4	1.64	F	20	Medical technician, excellent in sports, group leader, excellent school and personality record.	1275	1135	2491	678	2.84	
5	1.76	F	19	Allegedly intelligent housewife, good dancer.	1100	965	2439	569	2.70	
6	1.78	M	24	Schizophrenic, had harrassed childhood, never a steady job, cirrhosis.	1220	1185	2407	760	2.84	
7	1.81	M	45	No character information was available.	1290	1160	2403	654	3.06	
8	1.83	M	77	Aggressive business tycoon, civic leader, few intellectual interests.	1360	1220	2359	616	2.99	
9	1.60	F	45	No personality information available.	1200	1080	2328	581	2.66	
10	1.78	M	48	Retired army colonel, reportedly un-intelligent.	1275	1120	2294	724	3.07	Pronounced dolichocephalic

Table 6 (continued)

Case	Body height m	Sex	Age	Personality	Volume of whole brain (fixed) cm³	Volume of cerebrum only (rostral from red nucleus) cm³	Surface area of cerebral cortex cm²	Length of exposed gyri cm	Index of folding	Remarks
11	1.58	F	25	Little information.	1170	1040	2240	600	2.50	
12	1.67	M	59	Owner and manager of bowling alley, one yr. college. Read business journals frequently.	1100	979	2193	644	2.71	
13	1.58	M	21	Thief, shot by police.	1400	1246	2142		2.63	Specimen lost while moving. Length of gyri can not be determined
14	1.76	M	25	Not very intelligent	1025	965	2128	620	2.66	
15	1.51	F	22	Social worker, very kindly, average intelligence.	1100	990	2119	554	3.03	
16	1.62	F	20	Kindergarden teacher. Early. low intelligence, later intelligence improved steadily. Competent, conscientious worker, cooperative, unimmaginative. Can not correlate knowledge with practical application. Successful in her profession and well liked.	1120	980	2101	613	3.01	Degenerated fibers in dorsal third of posterior half and dorsal portion of splenium of corpus callosum.
17	1.73	F	36	Hotel desk clerk, 2 yrs. college, average intelligence.	1170	1040	2024	574	2.85	
18	1.73	F	22	Nurse, high average intelligence, resourceful, conscientious, efficient.	1080	965	1952	612	2.76	
19		F	53		1110	985	1937	548	3.06	
20	1.66	M	35	Emaciated at death. Bigamist, migrant.	1060	996	1715	658	2.25	

Table 7

Brains of Marsupialia

		Body weight kg	Body length cm	Total length cm	Brain volume cm^3	Cerebral volume cm^3	Cortical surface cm^2	Length of explosed gyri cm	Index of folding
Marmosa mitis (Mouse opossum)		0.020	17	39	1.37	1.24	4.38	5.24	1.03
Didelphys virginiana (Opossum)	1	2.16	47	70	4.00	3.75	14.33		1.15
Didelphys	2	3.90	39	65	4.7	4.42	13.23	10.2	1.09
Didelphys	3	4.62	47	78	4.5	3.9	11.93	10.2	1.11
Wallabia (Protemnodon) rufogrisea (Wallaby)		2.4	45	78	32.7	22.6	61.02	36	1.23
Macropus melanops (Black-faced kangaroo)	1	2.5	47	83	37.0	29.2	74.9	75	1.41
young adult *M. melanops*	2	13.5			49.1	34.0	101	63	1.42

Table 8

Carnivora

		Body weight g	Body length cm	Total length cm	Brain volume cm^3	Cerebral volume cm^3	Cortical surface cm^2	Length of explosed gyri cm	folding Index of
Procyon lotor (Raccoon)	1	6361	54	78	36.6	29.4	96.0	79	1.79
Procyon lotor	2	4960	52	77	42.1	34.6	120	84	1.86
Procyon lotor	3	5910	60	81	49.1	40.0	151	97	1.89
Vulpes fulva (fox)	1	4000	72	94	46.5	36.6	138	71	1.98
Vulpes fulva	2	3270	59	87	37	31	118	88	2.16
Vulpes fulva	3	3840	70	91	45	42	150	78	1.89
Canis latrans (Coyote)	1	11500	120	155	84.5	76.5	213	117	1.82
Canis latrans	2	12500	81	127	102.5	87	240	119	1.85
Canis familiaris (toy poodle)	1	685	16	20	36.6	35.0	144	101	2.14
Canis familiaris (shepherd x labrador)	2	37000	109	158	84.9	75.1	221	115	2.02

Table 9

Cetacea

	Average length of species m	Whole brain cm^3	Cerebrum cm^3	Surface cm^2	Length cm	Index of folding
Delphinus bairdii 1	2.15 (Hall; Kelson)	710	550	1684	612	4.13
Delphinus bairdii 2	2.15 (Hall; Kelson)	795	660	1750	547	3.87
Tursiops truncatus 1	2.0 (actual)	1040	854	1868	700	4.25
Tursiops truncatus 2	2.13	1234	1000	3532	1170	4.60
Tursiops gillii 1		1230	1005	2869	841	4.68
Tursiops gillii 2		1750	1440	4210	956	4.82
Grampidelphus griseus	2.50 (actual)	1500	1250	3522	1045	4.25
Globicephala macrorhyncha 1	6.10 (Hall; Kelson)	3065	2460	6674	1562	4.88
Globicephala macrorhyncha 2	6.10 (Hall; Kelson)	2620	2015	5914	1373	6.21
Globicephala scamoni 1	4.9 (Hall; Kelson)	2580	2150	5335	1360	5.03
Pseudorca crassidens	3.25—6 (Hall; Kelson) 5.5 (Walker)	3650	2940	7392	1544	4.97

by a layman. There is no essential increase in body size and weight from the Virginia opossum to these two kangaroo like creatures. But there is a 7.7 fold and 7.9 fold increase in brain volume and a 3.3 fold and 5.8 fold increase in cortical surface in wallaby resp. black-faced kangaroo, as compared to the Virginia opossum. Can the erect posture of kangaroo and wallaby account for this?

No attempt was made to compare species "low" and "high" within one of the other groups. But they represent, in general, terminal twigs of a few branches of the geneological tree of mammals.

Discussion

There exists, as was hoped, a very useful and better than expected relationship between the length of superficially exposed gyri and the surface area of the cerebral cortex. This relationship is presented graphically in figure 9, where the logarithms of those lengths are plotted on the abscissa and the logarithms of the surface areas on the ordinate. The specimens are found remarkably close to a straight line having the equation

$$\log S \cong 1.35 \log L - 0.45.$$

An equally strict relationship, illustrated in figure 10 exists between the volume of the entire brain and the cerebrocortical surface area:

$$\log S \cong 0.94 \log V + 0.53.$$

These two formulae were derived as follows: A straight line was drawn through the centers of gravity of the plotted groups of points (figs. 9 and 10). The angle which

this line formed with the abscissa was measured with a protractor. The tangent of that angle provided the coefficient of the first expression in each of the formulae. The point of intersection of the line with the ordinate furnished the constant.

Using the simple relationships one can estimate the cerebrocortical surface area of a brain, when the length of superfically exposed gyri and the total volume of a brain are known. This procedure will be of importance when a specimen is too precious to be sliced or when endocranial casts are to be evaluated.

Fig. 10. Logarithms of the volume of the cerebrum plotted against the logarithms of the cerebrocortical surface area of various mammals

Summary

Stereological methods were used to determine the surface areas of the cerebral cortex and the lengths of superfically exposed gyri in 48 mammalian specimens including toothed whales, man, carnivores and marsupials. Unexpectedly strict relationships were found to exist between these two parameters and the volume of the cerebrum. These mathematical interdependences can be used to estimate two of the three parameters (including volume) if one of them is known.

Zusammenfassung

Zur Bestimmung der Oberflächen des Cortex und der Längen der oberflächlich exponierten Gyri werden stereologische Methoden angewendet. Untersucht wurden 48 Säugetiergehirne, darunter Zahnwale, Mensch, Raubtiere und Beuteltiere. Zwischen den beiden genannten Parametern und dem Hirnvolumen bestehen sehr enge Beziehungen. Diese Abhängigkeiten können benutzt werden, zwei der 3 Parameter (einschließlich Volumen) zu schätzen, wenn einer von ihnen bekannt ist.

Literature

Aresu, M. (1914): La superficie cerebrale nell' uomo. Arch. It. di Anat. e Emb. **12**, 380—443.

Baillarger, M. (1845): De l'entendue de la surface du cerveau et de ses rapports avec le dévelopment de l'intelligence. Gazette des Hôpitaux **7**, 2nde serie 179.

Bennett, E. L., Rosenzweig, M. R., and Diamond, M. C. (1969), Rat brain: Effects of environmental enrichment on wet and dry weights. Science **163**, 825—826.

Blinkov, S., and Glezer, I. (1968): The Human Brain in Figures and Tables. Plenum Press, New York.

v. Bonin, G. (1941): Side lights on cerebral evolution Brain size of lower vertebrates and degree of folding. J. Gen. Psychol. **25**, 273—282.

Bresler, D. E., and Bitterman, M. E. (1969): Learning in fish with transplanted brain tissue. Science **163**, 590—592.

Elias, H., Haug, H., Lange, W., Schlenska, G., and Schwartz, D. (1969): Oberflächenmessungen der Großhirnrinde von Säugern mit besonderer Berücksichtigung des Menschen, der Cetacea, des Elephanten und der Marsupiala. Anat. Anz. **124**, 461—463.
Elias, H., Hennig, A., and Schwartz, D. (1971): Stereology: Applications to biomedical research. Physiol. Rev. **51**, 158—200.
Elias, H., Kolodny, S., and Schwartz, D. (1967): Surface area and length of convolutions of the cerebral cortex, in: Elias, Stereology, Springer-Verlag, New York, 77—78.
Elias, H., and Schwartz, D. (1969): Surface areas of the cerebral cortex of mammals determined by stereological methods. Science **166**, 111—113.
Henneberg, R. (1910): Messungen der Oberfläche der Großhirnrinde. J. Psychol. u. Neurol. **17**, 144—158.
Hennig, A. (1957): Volum- und Oberflächenmessung in der Mikroskopie. Verh. anat. Ges. **54**, 252—265.
Holloway, R. L. (1968): The evolution of the primate brain: Some aspects of quantitative relations. Brain Res. **7**, 121—172.
Leboucq, G. (1929): Le rapport entre le poid et la surface de l'hémisphere cérébral chez l'homme et les singes. Acad. Royale Belgique, Classe des Sci. Mémoir **9**, 3—56.
Nayrac, P. (1930): Technique pour la mesure de la surface cérébrale. C. R. Soc. de Biol. **105**, 657—658.
Smith, C., and Guttman, L. (1953): Measurement of internal boundaries in three dimensional structures by random sectioning. Trans. Am. Inst. Mining, Met. Petrol. Engrs. "AIME", **197**, 81—92.
Wagner, H (1864): Maßbestimmungen der Hirnoberfläche, Göttingen, Inaugural-Dissertation.
Wagner, R. (1864): Vorstudien einer wissenschaftlichen Morphologie und Physiologie des menschlichen Gehirns als Seelenorgan. Göttingen.

Authors' addresses: H. Elias and D. Schwartz, Department of Anatomy, Chicago Medical School, Chicago, USA

Strahlenwirkung auf die Embryonalentwicklung bei Goldhamstern

Von E. Révész

Anatomisches Institut der Universität Bern

Eingang des Ms. 21. 6. 1970

Trächtige Goldhamster (*Mesocricetus auratus* Waterhouse) wurden während verschiedener Phasen der Embryonalentwicklung bestrahlt. Einer ersten Gruppe (I) von je 12 Muttertieren wurde am 6., 8., 10., 12. und 14. Tag der Schwangerschaft eine Dosis von 100 r verabreicht. Die zweite Gruppe (II) von ebenfalls 12 Muttertieren wurde an den gleichen Trächtigkeitstagen mit 200 r bestrahlt.

Die Ganzkörper-Bestrahlung erfolgte in Narkose („Numal-Roche", 10 mg/100 g Körpergewicht, i.-p.). Die technischen Bedingungen waren folgende: Siemens-Röntgenapparat 220 KV, 15 mA, 1,5 Cu-Filter; Fokus — Tierabstand: 50 cm, Dosis 45 r/Min. Am letzten Tag der Tragzeit wurden die Feten dem Uterus entnommen und sofort in Bouin fixiert.

In der vorliegenden Arbeit wird nur über die makroskopisch faßbaren Veränderungen berichtet. Der Bericht über die noch nicht abgeschlossenen mikroskopischen Aus-

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 163—171

wertungen folgt später. Bei diesem Experiment galt unser Hauptanliegen der schädigenden Strahlenwirkung auf die Placenta; der Effekt kann als ein möglicher Faktor bei der Entwicklung von Mißbildungen nicht ausgeschlossen werden.

Befunde

I. Resultate einer einmaligen Ganzkörper-Bestrahlung mit 100 r während verschiedener Phasen der Embryonalentwicklung

In dieser Versuchsreihe bewirkte die Irradiation hauptsächlich Mißbildungen von subletalem Charakter. 113 Implantationen ergaben 93 Feten und 20 Resorptionen. Unter Resorption verstehe ich dabei mit Kriegel, Langendorff und Shibata (1962) „mehr oder weniger große, kugelige Gebilde, die äußerlich keine oder nur geringe Differenzierungsmerkmale aufweisen“. An 20 (21,5 %) der 93 Feten waren nach der Fixation folgende makroskopische Veränderungen erkennbar:

a. Bei den am 6. Trächtigkeitstag bestrahlten Tieren fanden sich 4 Resorptionen und 16 Früchte, von denen 6 verschiedene makroskopisch erkennbare Anomalien aufwiesen (2mal Spina bifida, 1 Dysenkephalie (in Form eines kleinen Kopfhöckers), 1 Nabelhernie, 2mal Oedem). Die erwähnten Mißbildungen traten gekoppelt mit Schwanzanomalien und mit Wachstumsstörungen wie Zwerg- und Kleinwuchs auf (Tab. 1) (Abb. 1 u. 2).

b. Den am 8. Tag einer Bestrahlung ausgesetzten Tieren wurden 15 Embryonen und 11 Resorptionen entnommen. Hier konnte nur ein mit Mikrokephalie und Augenstörungen behaftetes Tier eruiert werden.

c. In der am 10. Tag p. c. bestrahlten Serie dominierten die Skeletanomalien als Extremitätenstörungen und Kyphosen; außerdem fand sich je ein Tier mit Mikrokephalie und Oedem. Es fällt auf, daß die mit Skeletanomalien behafteten Früchte auch in ihrem Längenwachstum unter dem aus der Kontrollserie errechneten Durchschnittswert liegen. In die Kategorie des Zwerg- bzw. Kleinwuchses wurden die wohl richtig proportionierten, aber die Durchschnittslänge der gesunden Neugeborenen nicht erreichende Tiere eingereiht. Die Durchschnittslänge des neugeborenen Gold-

Tabelle 1

Mißbildungsrate nach Bestrahlung mit 100 r

Art der Mißbildungen	Kontrolle	Zeit der Bestrahlung (100 r)				
		6. Tag	8. Tag	10. Tag	12. Tag	14. Tag
Implantationen	109	20	26	26	21	19
Resorptionen	8	4	11	3	2	—
Nachkommenzahl	101	16	15	23	19	19
Normale Feten	96	10	14	13	17	19
Acranie	—	—	—	—	—	—
Exenkephalie	—	—	—	—	—	—
Dysenkephalie	—	1	—	—	—	—
Augenstörungen	—	—	1	1	—	—
Lippenspalte	—	—	—	—	—	—
Skeletanomalie	—	4	—	9	2	—
Wachstumsstörung	5	6	—	10	—	—
Oedem	—	2	—	1	1	—
Hernie	—	1	—	—	—	—

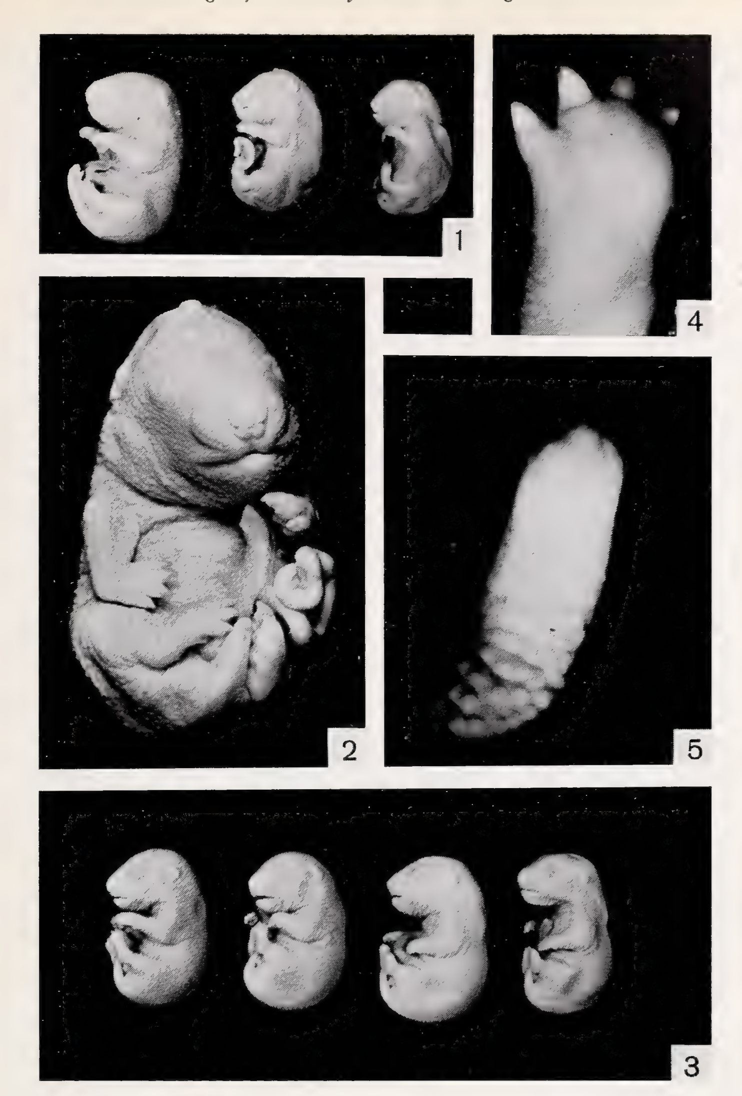


Abb. 1. 15 Tage alte Feten, am 6. Schwangerschaftstag mit 100 r bestrahlt. Links normale Geschwister, Mitte kleinwüchsiges Tier mit Hernia umbilicalis und Dysenkephalie in Form eines kleinen Kopfhöckers und Stellungsanomalie der oberen Extremität. Rechts cretinoides, kleinwüchsiges mit Oedem und fehlenden Hautpapillen behaftetes Tier — *Abb. 2.* Vergrößerung der Abb. 1 Mitte — *Abb.* 3. Am 10. Trächtigkeitstag mit 100 r bestrahlte Feten zeigen neben der generellen Kleinwüchsigkeit verschiedenartige digitale Störungen (Adaktylie, Oligodaktylie, Syndaktylie) — *Abb. 4.* Deformierte Hinter-Extremität mit reduzierter Zehenzahl (Oligodaktylie) — *Abb. 5.* Adaktylie (am 10. Tag p. c. mit 100 r bestrahlt)

hamsters beträgt 2—3 cm, so daß Tiere unter 2 cm als kleinwüchsig, solche unter 1,5 cm als zwergwüchsig zu bezeichnen sind. Entsprechend überschreitet der *Riesenwuchs* die durchschnittliche Neugeborenen-Länge; Maße über 3 cm sind so als riesenwüchsig zu bezeichnen (Révész 1968) (Abb. 3—5).

d. Die Nachkommen der am 12. Gestationstag bestrahlten Muttertiere zeigten nur vereinzelte leichte und hauptsächlich periphere Veränderungen wie Schwanzanomalien, leichte Syndaktilien und in einem Fall Oedem (Abb. 6 u. 7).

e. Bei den Früchten der am 14. Tag bestrahlten Tiere wurden erwartungsgemäß keine Veränderungen gefunden.

Die hier summarisch zusammengestellten Resultate lassen erkennen, daß mit groben Mißbildungen zu rechnen ist, wenn die Tiere am 6. bis 10. Trächtigkeitstag bestrahlt werden (Tab. 1). Die Strahlen schädigen die Organogenese. Vom 12. Tag an gehen die Störungen rasch zurück, weshalb nach diesem Zeitpunkt nicht mehr mit strahlenbedingten Entwicklungsanomalien zu rechnen ist.

II. Resultate einer einmaligen Ganzkörper-Bestrahlung mit 200 r während verschiedener Phasen der Embryonalentwicklung

Mit Erhöhung der Strahlendosis von 100 auf 200 r steigt die Zahl der mißbildeten Feten und damit parallel der letale Charakter der Schädigungen rapid an. Unter 116 Implantationen in Gruppe II erhielt ich 57 Nachkommen und 59 Resorptionen. Unter den Nachkommen gab es nur 20 Tiere, die keinerlei makroskopisch erkennbare Störungen aufwiesen. Die kritische Phase des intrauterinen Fruchttodes bei *Mesocricetus* entspricht dem 6. Trächtigkeitstag (embryonic shield stage — Graves 1945; primitive streak stage Harvey and Chang 1962). Die Feten derjenigen Muttertiere, die am 8. Tag p. c. (geschlossenes Neuralrohr) bestrahlt wurden, zeigten schwere multiple und letale Entwicklungsanomalien, hauptsächlich am Gehirn und im Gesicht (Dysenkephalie, Mikrokephalie, Hydrokephalie, Anophthalmie, Mikrophtalmie, ferner Lippenspalten, Spina bifida und Oedeme). Außerdem waren noch vereinzelt Umbilicalhernien, Syndaktylien und Schwanzanomalien zu beobachten (Abb. 9 u. 10).

Am 10. Gestationstag (late fetal stage Harvey and Chang dominierten Wachstumsstörungen wie Klein- (50%) und Zwergwuchs (50%). Gleichzeitig wiesen die digitalen Anomalien (Adaktylie, Oligodaktylie, Syndaktylie) eine rapide Zunahme auf. Ebenso stieg die Resorptionenzahl leicht an (Abb. 11 bis 14).

Die am 12. Tag applizierten Strahlen lösen offensichtlich keine letalen Mißbildungen mehr aus, nur noch einzelne Skeletanomalien (Kyphose, Oligodaktylie und Schwanzanomalie (Abb. 15)).

Bei den am 14. Tag bestrahlten Tieren waren außer 2 Kleinwüchsen, davon einer mit Schwanzanomalie, keinerlei Störungen feststellbar.

Tabelle 2

Mißbildungsrate nach Bestrahlung mit 200 r

Art der Mißbildungen	Kontrolle	Zeit der Bestrahlung (200 r)				
		6. Tag	8. Tag	10. Tag	12. Tag	14. Tag
Implantationen	109	14	20	44	20	18
Resorptionen	8	14	11	26	7	1
Nachkommenzahl	101	—	9	18	13	17
Normale Feten	96	—	2	—	5	15
Acranie	—	—	1	2	—	—
Exenkephalie	—	—	—	—	—	—
Dysenkephalie	—	—	2	—	3	—
Augenstörungen	—	—	4	4	—	—
Lippenspalte	—	—	3	—	—	—
Skeletanomalie	—	—	5	18	7	1
Wachstumsstörung	5	—	2	18	13	2
Oedem	—	—	2	5	3	—
Hernie	—	—	1	1	—	—

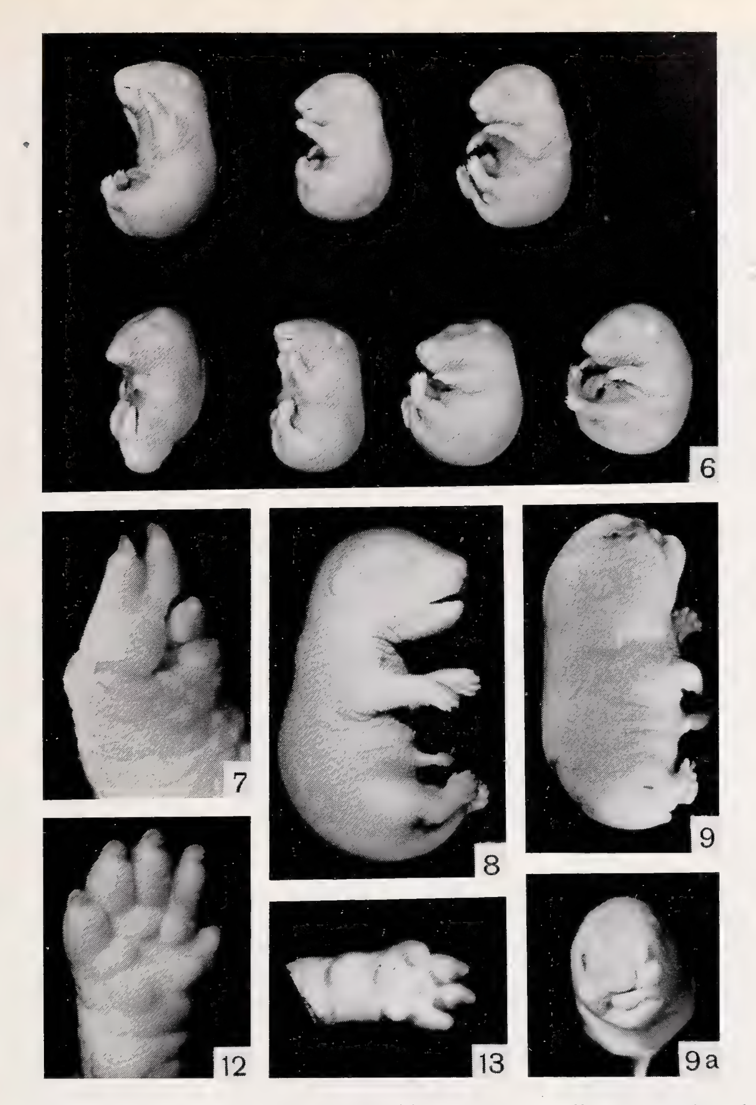


Abb. 6. Am 12. Trächtigkeitstag mit 100 r bestrahlte Feten mit Stellungsanomalien der Extremitäten — *Abb. 7.* Mißbildete, linke Vorderextremität (drittes Tier von links der unteren Reihe aus Abb. 6) — *Abb. 8.* Unbestrahltes Kontrolltier vom 15. Trächtigkeitstag (Vergr.: 2,5fach) — *Abb. 9.* Am 8. Tag intrauterin mit 200 r bestrahlter Fetus: Hochgradige Entwicklungsstörungen des Kopfes mit Beteiligung von Augen, Nase und Mund. Starkes Oedem, rudimentäres Extremitäten-Wachstum, Schwanzanomalie und Spina bifida (Vergr.: 3fach) — *Abb. 9 a.* Tier aus Abb. 9; Frontalbild des Kopfes. Unilaterale Anophthalmie links und schwere Entwicklungsstörungen des Gesichtes (Vergr.: 3fach) — *Abb. 12.* Vordere rechte Extremität eines unbestrahlten Kontrolltieres (Vergr.: 5fach) — *Abb. 13.* Rechte Vorderextremität eines am 10. Tag p. c. mit 200 r bestrahlten Tieres mit Oligodaktylie und wenig ausgeprägten Tastballen (Vergr.: 3,5fach)

Während allen Phasen der Bestrahlung wurde eine große Anzahl klein- und zwergwüchsiger Tiere gefunden. Diese Wachstumsverzögerungen stellten sich hauptsächlich mit anderen Mißbildungen kombiniert ein; vereinzelt kamen jene Hemmungen jedoch auch bei makroskopisch normal erscheinenden Tieren vor. Die größte Häufigkeit der

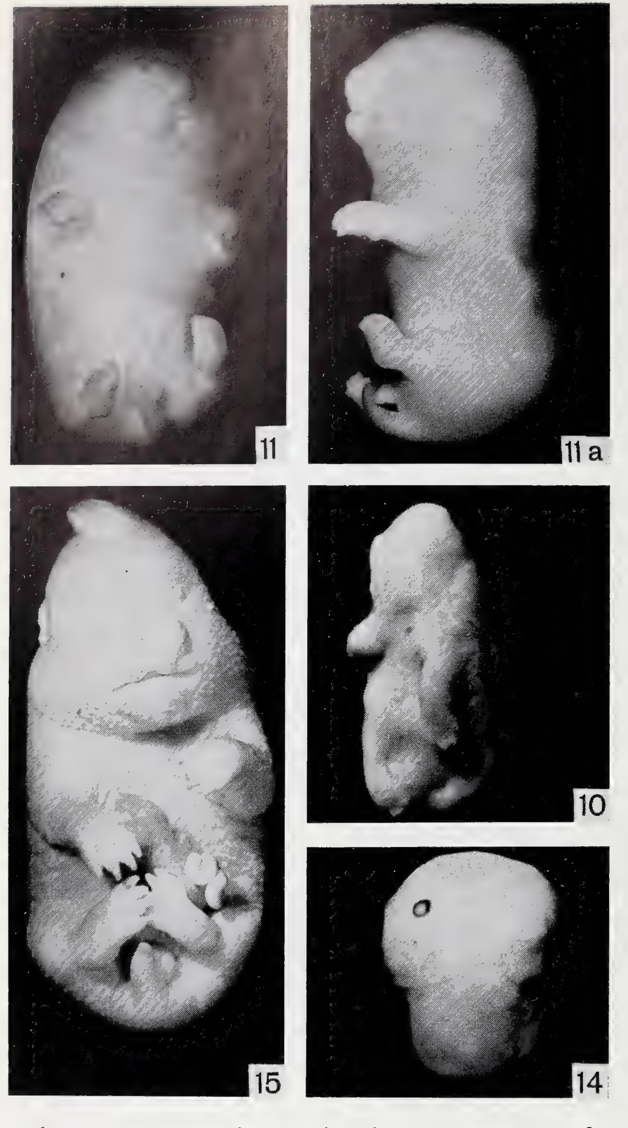


Abb. 10. Geschwister-Tier zu Abb. 9 zeigt vollständiges Ausbleiben der Gesichtsentwicklung und schwere Extremitätenanomalien (Vergr.: 5fach) — *Abb. 11.* Am 10. Trächtigkeitstag mit 200 r bestrahltes und am 15. Tag untersuchtes Tier. Stark oedematöse Frucht mit Syndaktylie und Spina bifida (Vergr. 5fach) — *Abb. 11 a.* Seitenansicht von Abb. 11 (Vergr.: 5fach) — *Abb. 14.* Resorbierte Frucht mit noch gut erkennbaren Augenresten (Vergr.: 5fach) — *Abb. 15.* Am 12. Gestationstag mit 200 r bestrahltes Tier mit Dysenkephalie, Umbilicalhernie, Schwanz- und Stellungsanomalie der Extremitäten (Vergr.: 5fach)

in ihrem Längenwachstum gestörten Früchte trat nach Bestrahlungen am 10. bis 12. Trächtigkeitstag auf. Bei ähnlichen Versuchen an Mäusen beobachteten Birkner (1958) und Trautmann (1961) wohlproportionierte, jedoch stark untergewichtige und deshalb nicht lebensfähige Zwergformen. Die beiden Autoren fanden bei in der Hauptorganbildungsperiode mit 100 r bestrahlten Tieren weder Zwergwuchs noch Mißbildungen noch eine erhöhte Abortrate. Chang and Harvey (1964) dagegen berichten von einem großen Prozentsatz schwerer Mißbildungen beim Goldhamster; so induzierte eine Bestrahlung mit 200 r am 8,5. Tag z. B. 65 % Augenanomalien, 40 % Oedeme und 2,5 % Dysenkephalien. Am 9,5. und 10,5. Trächtigkeitstag mit 200 r in utero bestrahlte Früchte zeigten 100 % digitale Störungen, 63 % Augenanomalien und 1,5 % Dysenkephalien. Zu ähnlichen Ergebnissen, allerdings ohne ausgesprochen zwergwüchsige Tiere, gelangten auch Kriegel, Langendorff und Shibata (1962) bei ihren Maus-Versuchen.

In der unbestrahlten Kontrollserie wurden 11 Muttertieren 101 Nachkommen entnommen, von denen 4 klein- und einer zwergwüchsig waren; daneben kamen noch 8 Resorptionen vor (Tab. 2).

Diskussion

Strahleninduzierte Fruchtschäden zeigen eine eindeutige Abhängigkeit von der verabreichten Dosis und dem Differenzierungsgrad des Keimes. Die schwersten durch Röntgenstrahlen verursachten Mißbildungen entstehen während der aktiven Differenzierungsphase der Organogenese (am 6. bis 7. Tag). In der ersten Hälfte der Hauptorganbildungsperiode (zwischen dem 6. bis 8. Tag, CHANG and HARVEY) ist die durch die letalen Entwicklungsstörungen bei Hamstern verursachte praenatale Sterblichkeit sehr hoch (am 6,5. Tag 100 %, am 7,5. Tag 72 %). In dieser Periode dominieren hauptsächlich die im Kopfbereich lokalisierten Störungen mit starker Beteiligung der Sinnesorgane. So konnte ich bei Nachkommen, deren Mütter am 8. Trächtigkeitstag mit 200 r bestrahlt wurden, die Manifestation folgender Entwicklungsstörungen feststellen: unter 20 (100 %) implantierten Keimen waren 9 (45 %) Feten und 11 (55 %) Resorptionen zu eruieren; darunter waren nur 2 (22,2 %) Früchte, welche keine makroskopisch erkennbare Anomalien aufwiesen. Unter den Mißbildungen fanden sich hauptsächlich Augenstörungen (4) (44,4 %), Lippenspalten (3) (33,3 %) und Skeletanomalien; hier waren vorwiegend die Extremitäten durch Phokomelie, Syn- und Oligodaktylie betroffen. (5) (55,5 %) Schwanzanomalien, (1) (11,1 %) Acranie und (2) (22,2 %) Dysenkephalien in Form eines kleinen Kopfhöckers (Abb. 9 bis 15) Tab. 2). Dagegen kamen die von anderen Autoren (CHANG and HARVEY, KRIEGEL, LANGENDORFF und SHIBATA) beobachteten Anomalien (Bauchspalten und Albinismus) nicht vor.

Bei einem Strahleninsult am 10. Tag wurden bei 44 (100 %) Implantationen 18 (40,9 %) Nachkommen und 26 (59 %) „Resorptionen" festgestellt. Die hier gefundenen Resorptionen zeigen von den bisher beobachteten, kleinen und kugeligen Gebilden (Abb. 14) einen stark abweichenden Charakter; sie sind wegen ihrer noch gut differenzierbaren Organreste eher als Teratoide zu bezeichnen. Es dürfte sich bei ihnen wahrscheinlich um Reste stark geschädigter abgestorbener und zum Teil resorbierter Früchte handeln. Als Anomalien dominierten in dieser Gruppe Wachstumsstörungen; alle Tiere waren unterdurchschnittlich groß. 9 (50 %) dieser Früchte zeigten Zwerg- und 9 (50 %) Kleinwuchs. Ebenso waren alle zur Entwicklung gekommenen Früchte mit starken Skeletanomalien wie Phokomelie, Oligodaktylie, Syndaktylie, Brachydaktylie, Kyphose und Schwanzanomalien (Abb. 4, 5 u. 13) behaftet. In einer geringeren Anzahl waren Augenstörungen (4) (22,2 %) und Oedeme (5) (27,7 %) zu finden. Im Gegensatz zu RUGH and WOHLFROMM (1963), die ebenfalls mit 200 r bestrahlt hatten, fanden sich in meiner entsprechenden Versuchsserie keine Exenkephalien. Gegen Ende der Organogenese sinkt die praenatale Sterblichkeit stark ab, und die Mißbildungen treten mehr peripher als Schwanz- und Gliedmaßenstörungen auf; sie erreichen ihren Höhepunkt bei den Nachkommen, deren Mütter am 10. Tag post conceptionem bestrahlt wurden. Während der ganzen Embryonalentwicklung können die verschiedenen Typen von Hemmungsmißbildungen vereinzelt auftreten; sie erreichen ihr Maximum dann, wenn der Insult die Organblasteme in ihrer empfindlichen Entwicklungsphase trifft. So treten während der ersten Hälfte der Organogenese die digitalen Veränderungen sporadisch und asymmetrisch, d. h. unilateral, und am Ende der Organogenese, zwischen dem 9. („limb-bud formation" CHANG and HARVEY) und 11. Tag, bilateral und symmetrisch auf. Dabei zeigen sie meistens eine Reduktionsform (Adaktylie, Oligodaktylie). KRIEGEL, LANGENDORFF und SHIBATA erhielten nach Bestrahlung trächtiger Mäuse mit 200 r am 11. bis 13. Tag hohe Prozentzahlen digitaler Abnormitäten, so auch Polydaktylien, die bei uns nie beobachtet wurden. Die hohe Zahl (100 %) von in ihrem Längenwachstum zurückgebliebenen (zwerg- und kleinwüchsigen) sowie untergewichtigen Feten läßt sich gut mit CHANG and HARVEY erklären; die beiden amerikanischen Forscher führen die Retardation auf eine gestörte, endokrine Differenzierung zurück.

Nach einer Dosis von 200 r am 12. Gestationstag sinkt die Mißbildungsrate rapid ab; es fanden sich nur noch 3 (23 %) Dysenkephalien (winzige Kopfhöcker) und 7 (53,8 %) Skeletanomalien in Form von Olygodaktylien und Schwanzanomalien (Abb. 15). Die Feten zeigten fast alle einen geringen Rückstand ihres Wachstums; nur ein Tier war zwergwüchsig. Erwartungsgemäß ließen sich an den am 14. Trächtigkeitstag bestrahlten Feten keine groben Mißbildungen mehr nachweisen; unter 18 Feten waren zwei, makroskopisch normal aussehende, gut proportionierte, aber kleinwüchsige Tiere zu finden, wovon eines eine Schwanzanomalie aufwies.

Immerhin ist bemerkenswert, daß sich während aller Phasen der intrauterinen Entwicklung eine bedeutende Zahl wohlproportionierter, aber zwerg- und kleinwüchsiger Tiere einstellt, die recht oft mit anderen Mißbildungen behaftet sind. Das gleiche Ergebnis war schon in einem früheren Experiment (Révész 1968) aufgefallen, bei dem nur die Gonaden bestrahlt und die Nachkommen über drei Filialgenerationen verfolgt werden konnten. In der 2. und 3. Filialgeneration ergab sich dabei ein steiler Anstieg der Wachstumsstörungen im Sinn des Zwerg- und Kleinwuchses sowie solcher Mißbildungen, die den Veränderungen der Tiere analog waren, welche in utero bestrahlt wurden. Bei diesen Objekten manifestierte sich jedoch die letale Strahlenwirkung vermehrt im postfetalen Leben.

Ein Vergleich zwischen direkter und indirekter Strahlenwirkung ergibt, daß die Erb- und Umwelt bedingten Entwicklungsanomalien in ihrem Erscheinungsbild zwar einander ähnlich, aber nicht unbedingt identisch sind. Bei direkter (intrauteriner) Bestrahlung hängt das Schadenmuster vom Differenzierungsgrad der Organanlagen im Augenblick der Einwirkung des teratogenen Faktors ab (Töndury 1965). Deshalb sollte es nach unserem heutigen Wissen keine strahlenspezifischen Mißbildungen geben (Messerschmidt 1960). Die durch einen Strahleninsult ausgelösten Fehlbildungen fügen sich in das durch andere teratogene Medien erzeugte Mißbildungsmuster ein (Sauerstoffmangel, chemische Substanzen, Thalidomid etc.). Dennoch darf mit einer gewissen Spezifität der verschiedenen exogenen Reize mit ihren differenten Angriffspunkten gerechnet werden, wenn jene die Organe in ihrer empfindlichen Entwicklungsphase treffen (Kameyama, Nogami and Murakami 1964).

Trotz der äußeren morphologischen Identität der Mißbildungen führt offensichtlich die durch transuterine Bestrahlung (direkte Strahlenwirkung am Embryo) ausgelöste Entwicklungsstörung früher zum Fruchttod als der durch Bestrahlung der mütterlichen Gonaden (indirekte Strahlenwirkung) hervorgerufene, kindliche Körperschaden. Somit dürfte z. B. eine durch Irradiation der Keimdrüsen erzielte Mikrokephalie trotz makroskopischer Ähnlichkeit nicht die gleiche letale Potenz besitzen wie der während der Organogenese durch Bestrahlung ausgelöste analoge Schaden.

Zusammenfassung

Während verschiedener Phasen der Embryonalentwicklung wurden trächtige Goldhamster mit einer einmaligen Röntgendosis von 100 bzw. 200 r einer Ganzkörper-Bestrahlung unterworfen. Am 15. Trächtigkeitstag wurden Feten und Placenten dem Fruchthalter entnommen.

1. In der ersten Gruppe, die entweder am 6., 8., 10., 12. oder 14. Gestationstag mit 100 r bestrahlt wurde, waren 93 Feten und 20 Resorptionen vorhanden. Bei 20 Früchten (21,5 %) fanden sich makroskopisch folgende und z. T. multiple Mißbildungen: 13mal Wachstumsstörungen mit Skeletanomalien (Syndaktylien, Kyphosen, Schwanzanomalien), 3 mit Störungen im Gehirn- und Gesichtsbereich, 3 Spinae bifidae, 1 Hernia umbilicalis und 3 oedematöse Feten. Die Mißbildungen waren offensichtlich von subletalem Charakter. Die besonders strahlenempfindliche Phase liegt für *Mesocricetus auratus* zwischen dem 6. und 10. Entwicklungstag. Von hier nimmt die Strahlenempfindlichkeit schnell ab und nach dem 12. Gestationstag ist nicht mehr mit Entwicklungsstörungen zu rechnen (Tab. 1).

2. Eine zweite Gruppe wurde an den gleichen Tagen mit 200 r bestrahlt. Sie zeigte sowohl einen steilen Anstieg der Mißbildungsrate als auch eine erhöhte praenatale Letalität. Hier konnten bei 116 Implantationen 57 Feten und 59 Resorptionen eruiert werden. Bei 35 Nach-

kommen wurden folgende Entwicklungsstörungen registriert: Wachstumsstörungen (Zwerg- und Kleinwuchs), Skeletanomalien, 19 Mißbildungen im Gehirn- Gesichtsbereich (Mikrokephalie, Dysenkephalie, Augenstörungen, Lippenspalten), ferner 2 Hernien (1 Hernia umbilicalis und 1 Abdominalhernià) und 10 oedematöse Feten. Die gefährlichste Zeit der Strahlenbelastung, die das Absterben der Embryonen zur Folge hat, fällt auf den 6. Tag. Die Fruchthalter der an diesem Tag bestrahlten Tiere enthielten nur Resorptionen. Während der ersten Hälfte der Organogenese (8. und 10. Tag) dominieren die Entwicklungsstörungen im Kopfbereich und solche mit erhöhter Letalität. Zwischen dem 10. und 12. Tag liegen die Mißbildungen hauptsächlich peripher an den normalen Extremitäten. Bei den am 14. Trächtigkeitstag bestrahlten Nachkommen waren erwartungsgemäß keine nennenswerten Störungen mehr vorhanden (Tab. 2).

Summary

Effects of irradiation of golden hamsters on the embryonic development

At various stages of embryonic development pregnant golden hamsters were subjected to whole body radiation of 100 and 200 r. At the 15 day of pregnancy, both foetus and placenta were removed.

1. In the first group, that were irradiated on the 6, 8, 10, 12 or 14 day of pregnancy with 100 r, 93 foetuses and 20 resorptions were found. 20 foetuses had macroscopic deformities, some heavy multiple deformities (13 with growth deformities (syndactylism, kyphosis and tail malformations), 3 spinae befidae, 3 with deformities in brain and face, 1 umbilical hernia and 3 oedematous foetuses). The most sensitive phase for radiation damage to the foetus is between the 6 and 10 day of development. From this point the sensitivity rapidly declines and does not occur after the 12 day of gestation.

2. A second group was irradiated as above with 200 r. This group showed not only a steep increase in malformations but also a higher prenatal mortality; in 116 pregnancies were 57 foetuses and 59 resorptions. In 35 descendens were the following abnormalities seen: growth abnormalities (dwarfism and stunted growth), skeletal muscle abnormalities, 19 malformations in brain and face (microkephaly, dysenkephaly, eye malformations, harelips), hernias and 10 oedematous foetuses. The most critical phase for irradiation demage leading to death of the foetus was the 6 day of pregnancy. All animals irradiated on this day showed only resorptions. Irradiations on the 8 to the 10 day lead to abnormalities in the head area. Between the 10 and 12 day, deformities of the extremities predominated. After the 14 day no specific malformations were present.

Literatur

Birkner, R. (1958): Symptomatik und Systematik der Strahlenschädigungen. Strahlentherapie **106**, 335—353.

Chang, M. C., and Harvey, E. B. (1964): Effects of ionizing radiation of gametes and zygotes on the embryonic development of rabbits and hamsters. In: W. D. Carlson and F. X. Gassner (ed.), Effects of ionizing radiation on the reproductive system. Oxford, London, New York, Paris: Pergamon Press, pp. 73—89.

Graves, A. P. (1945): Development of the golden hamster *Cricetus auratus* Waterhouse, during the first nine days. Am. J. Anat. **77**, 219—251.

Harvey, E. B., and Chang, M. C. (1962): Effects of radiocobalt irradiation of pregnant hamsters on the development of embryos. J. Cell. and Comp. Physiol. **59**, 293—305.

Kameyama, Y., Nogami, H., and Muramaki, U. (1964): Study on micromelias in the mouse fetus caused by x-radiation, hypoxia, trypan blue injection on hypervitaminosis-A, upon mother animals during pregnancy. Ann. Rep. Environ. Med. Nagoya Univ. **12**, 29—41.

Kriegel, H., Langendorff, H., und Shibata, K. (1962): Die Beeinflussung der Embryonalentwicklung bei der Maus nach einer Röntgenbestrahlung. Strahlentherapie **119**, 349—370.

Messerschmidt, O. (1960): Auswirkungen atomarer Detonationen auf den Menschen. München: K. Thiemig Verlag.

Révész, E. (1968): Genetische Übertragung von Strahlungseffekten an den mütterlichen Ovarien auf die Filialgenerationen. Rev. Suisse Zool. 75, 77—101.

Rugh, R., and Wohlfromm, M. (1963): Can the mammalian embryo be killed by x-irradiation? J. Exp. Zool. **151**, 227—244.

Töndury, G. (1965). Aetiologische Faktoren bei menschlicher Mißbildung. Triangel 7, 90—100.

Trautmann, J. (1961): Wirkungen subletaler Strahlendosen auf Organe hoher Strahlenempfindlichkeit. Strahlentherapie **114**, 535—551.

Anschrift der Verfasserin: E. Révész, Anatomisches Institut der Universität Bern, Ch-3012 Bern, Bühlstraße 26

Zur Variabilität der Molarenwurzeln des Oberkiefers bei Inselpopulationen der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus* [L.], 1758)

Von Detlef Robel

Eingang des Ms. 25. 9. 1970

1. Einleitung

Über die Variabilität der Molarenwurzeln des Oberkiefers bei Kleinsäugern erschienen in letzter Zeit mehrere Arbeiten. Herold (1955/56, 1956, 1956/57) beschäftigte sich als erster damit. Er konnte auf Grund der Variabilität dieser Merkmale die Realität der zwei Untergattungen *Sylvaemus* und *Apodemus* bestätigen (Zimmermann 1962).

Zejda (1965) untersuchte die Alveolenvariabilität der vier in der CSSR vorkommenden Apodemus-Arten, um die Verwandtschaft von *Apodemus microps* mit den übrigen Arten der Untergattung Sylvaemus zu klären. Er konnte nachweisen, daß *A. microps* zur *Sylvaemus* gehört. Schon Herold widmete sich dem Problem der Abweichungen auf Inseln und gelangte zu der Ansicht, bei der Waldmaus (A. sylvaticus) sei aus der Fülle der auf dem benachbarten Festland nachweisbaren Varianten durch Zufallsauslese nur eine beschränkte Anzahl auf die Insel gelangt. Auf dem Festland seltene Varianten könnten in Inselpopulationen häufig sein und umgekehrt. Kahmann (1969) stellte für einige Mittelmeerinseln (Korsika, Sardinien) allerdings fest, daß dort die Anzahl der Varianten nicht verringert ist. Das Ziel vorliegender Untersuchung ist:

1. Der Nachweis, daß die Variabilität der Alveolen der oberen Molaren auf Inseln keineswegs geringer ist;
2. An größerem Material ihr Ausmaß zu erfassen;
3. Die Verhältnisse auf einigen Inseln zu vergleichen.

2. Material und Methode

Es wurden insgesamt 751 Schädel und Gewöllreste der Waldmaus von den Inseln Hiddensee (Ostsee), Amrum, Föhr und Mellum (Nordsee) untersucht. Zur Auswertung kamen nur die Alveolenmuster der rechten oberen Molaren. Das Material der Insel Hiddensee stammt von im April 1967 bis März 1968 gemachten Fängen. Von den Inseln Amrum, Föhr und Mellum lag zum größten Teil Gewöllmaterial aus den Jahren 1965 bis 1967 vor. Den Herren Prof. Dr. E. v. Lehmann, Bonn, Dr. H. Requate, Wilhelmshaven, und Dr. K. Becker, Berlin, sei dafür auch an dieser Stelle herzlich gedankt. Für kritische Durchsicht des Manuskripts und Hinweise bin ich Herrn Prof. Dr. G. H. W. Stein, Fürstenwalde, zu großem Dank verpflichtet.

3. Bisherige Ergebnisse bei *A. sylvaticus*

Herold (1956/57) fand bei seinen Untersuchungen am M^1 8 Varianten des Alveolenbaus, am M^2 ebenfalls 8 und am M^3 7. Das normale Muster machte bei allen Molaren über 90 Prozent aus.

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 172—179

Gatineau (1956) stellte bei der Waldmaus nur wenige Varianten fest, Zejda (1965) an seinem Untersuchungsmaterial am M¹ 12, am M² 4 und am M³ 8. Krommenhoek und Slob (1967) bearbeiteten die Waldmaus der Niederlande und gaben sämtliche gefundenen Varianten – auch alle kleinen Übergänge – wieder. Die Häufigkeit der meisten liegt unter 0,4 Prozent. Zu einem exakten Vergleich mit den Werten der anderen Autoren ziehen sie beim M¹ 10, beim M² 4 und beim M³ 8 Varianten heran. Sie konnten eine geographisch gerichtete Variabilität – ein Gefälle der Alveolenverschmelzungen von Nord nach Süd und Ost nach West – festlegen, wie Herold (1963) für ein Merkmal bei der Hausmaus *(M. musculus)*. Kahmann (1969) ermittelte auf einigen Mittelmeerinseln am M¹ 6, am M² 10 und am M³ 6 Alveolenmuster.

4. Alveolenvariabilität von *A. sylvaticus*

a. Hiddensee

Für Hiddensee fand Herold (1956/57) am M¹ 3 Varianten, am M² 3 und am M³ ebenfalls nur 3. Er kommt zu dem Schluß, die Hiddenseer Waldmäuse zeigten nur in wenigen Punkten Abweichungen von den Festlandstieren und im ganzen eine durch Zufallsauslese veranlaßte Verarmung an Zahnwurzel-Varianten. Den auffallendsten Unterschied fand er in der Variante e am M¹, die auf dem Festland mit 3,8 % Häufigkeit, auf Hiddensee aber mit 30 % auftritt. In meinem Material zeigte diese Variante einen Anteil von 12,1 % (Abb. 1).

	n	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k
M¹	305											
		49,8	14,1	9,8 4	2,95	12,1	6,54	3,93	0,33	0,33	0,33	
M²	309											
		62,2	17,5	16,5	1,94	1,62	0,32	0,32				
M³	306											
		72	8,2	4,9	3,26	2,94	2,3	3,6	1,6	0,65	0,32	0,32

Abb. 1. Häufigkeitsprozente der Alveolenvarianten von M¹ — M³ bei A. sylvaticus auf Hiddensee

Die vorliegende Untersuchung zeigt nun, daß Herolds Annahme der Verringerung der Varianten nicht zutrifft, ein Ergebnis, das bei größerem Material auch zu erwarten war.

M¹: An den Hiddenseer Waldmäusen fand er am M¹ nur 3 Varianten, jetzt sind es 10. Die Variante b – ein Beispiel dafür, daß auf dem Festland seltene Alveolenmuster auf Inseln häufig sein können – erscheint mit 14,1 % Häufigkeit und wurde bisher auf dem Festland mit höchstens 4 % gefunden (Gatineau 1956). Vergleichbar ist der auf der Insel Sardinien festgestellte Wert von 10 % (Kahmann 1969). Die Gründerpopulation dieser Insel hatte diese Variante eben zufällig besessen.

Die Alveolenanordnungen g, i und j werden für die Waldmaus neu beschrieben, wobei die Variante g mit fast 4 % Häufigkeit auftritt.

M²: Am M² wurden 7 Formen des Wurzelbaus analysiert, von diesen sind 3 neu. Die häufigste Ausbildung ist der Normaltyp mit 4 Wurzeln (a), durch Verschmelzung der beiden Innenwurzeln kommt es zur Dreiwurzeligkeit (b, c). Die beiden Varianten b und c sind ebenfalls relativ häufig, Herold (1956/57) fand für Hiddensee nur den Typ c mit 4,9 %. Zejda (1965) und Krommenhoek und Slob (1967) geben für b und c 2,6 % und 0,8 % bzw. 6,8 % und 9,4 % Häufigkeit an. Ähnlich höhere Werte wies Kahmann (1969) für Korsika nach: 9,2 % (b) und 12,9 % (c). Die Tendenz zur Wurzelverschmelzung ist auf Hiddensee stark ausgeprägt. Niethammer (1962) bemerkt über die Haselmäuse *(Muscardinus avellanarius zeus)* der Insel Korfu, daß bei ihnen eine große Tendenz zur Querverschmelzung von Alveolen an den ersten Molaren im Ober-

und Unterkiefer besteht: „Man könnte hierin einen bei Inselnagern häufiger auftretenden Parallelismus sehen, für den es vorläufig noch keine Erklärung gibt." Die Anordnungen f und g werden weiter unten besprochen.

M^3: Für den M^3 wurden 11 Typen des Wurzelbaus festgehalten, 5 sind neu. Der Normaltyp des Alveolenbildes mit 3 Wurzeln (a) ist wie auch beim M^1 und M^2 auf Hiddensee mit dem niedrigsten bekannten Prozentsatz vertreten. Auf der Insel Mellum fand HEROLD (1955/56) eine Häufigkeit von 68,7 % (n = 44), KAHMANN für Korsika 52 %. Auch am M^3 sind Wurzelverschmelzungen zu beobachten. Die zwei vorderen Wurzeln können verschmelzen und führen zum Typ e, die Übergangvariante wurde nicht festgestellt. Die Verwachsung aller 3 Wurzeln (Variante b) ist auf Hiddensee sehr häufig, mit dem ähnlichen Typ g macht sie fast 12 % aus. Andere Autoren finden sie zu höchstens 3,2 % Häufigkeit (KROMMENHOEK und SLOB). HEROLDS Varianten mit 4 Wurzeln (HEROLD 1964) wurden nicht gefunden, dagegen liegt die Variante i vor, die auch in den Niederlanden mit 0,4 % Häufigkeit auftritt (KROMMENHOEK und SLOB).

Neu nachgewiesen wurde der Typ c, der aber auch in Portugal aus 595 Gewöllschädeln mit 1,5 % Häufigkeit ermittelt wurde (NIETHAMMER briefl.).

b. Vergleich mit den Inseln Amrum, Föhr und Mellum

Diese Ergebnisse von Hiddensee sollten nun auch an anderem Inselmaterial nachgeprüft werden. Dazu wurden einige Inseln der Nordsee ausgewählt.

a. Variabilität der Wurzeln des M^1

Auf den untersuchten Inseln tauchte eine große Anzahl von Alveolenanordnungen auf, deren Zahl bedeutend höher ist als die bisher auf dem Festland entdeckten. Insgesamt wurden 17 Formen notiert, auf Amrum allein 14 (Abb. 2). Die Variante h von Amrum und Föhr ist neu und zeigt die Verschmelzung der vorderen Innenwurzeln mit der 5. Wurzel. Die auf Hiddensee nachgewiesenen Typen wurden fast alle auch auf Amrum gefunden, nur 2 Formen (i und j bei Abb. 1) kamen hier nicht vor. Der Normaltyp mit 4 Wurzeln ist auf dem Festland ewas häufiger, er macht aber auch auf den Inseln den Großteil der Alveolenmuster aus. Die Zahl der untersuchten Schädel von Mellum ist für einen Vergleich noch zu gering, schon HEROLD (1956/57) fand dort 7 Varianten am M^1. Der Typ mit 5 Wurzeln (c) ist besonders häufig auf Amrum, auf Föhr liegt der Prozentsatz immer noch höher als auf dem Festland. Dementsprechend ist der Typ mit einer rudimentären 5. Wurzel (b) auf Amrum wenig vertreten (4,7 %), die 19,9 % entsprechen etwa den Verhältnissen auf dem Festland. Die Waldmaus scheint die Insel Föhr noch nicht lange zu bewohnen, während sie Amrum bald nach der Entstehung besiedelt haben müßte.

Die Varianten d und e mit Wurzelverschmelzung sind auf Amrum fast ebenso häufig wie auf Hiddensee. Bei Verschmelzung der beiden hinteren Wurzeln entstehen die Varianten f und g, die auf Hiddensee fehlen.

	n	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q
Amrum	320	61,3	4,7	12,2	8,4	6,9	0,31		0,94	2,18	0,31	1,25	0,62	0,31	0,31	0,31		
Föhr	442	62,5	19,9	9,7	1,13	2,04	3,17	0,45	0,8								0,45	
Mellum	19	79			5,3													26,3

Abb. 2. Häufigkeitsprozente der einzelnen Varianten der Alveolen bei M^1

b. Variabilität der Wurzeln des M²

Am M² wurden auf den Inseln 22 Formen des Alveolenbaus notiert, wovon 17 Formen neu sind. Diese neuen Typen sollten hier erst entstanden sein. In Abb. 3 sind die Verhältnisse für die drei Inseln dargestellt, die seltenen neuen Formen wurden nicht aufgenommen (5 Typen). Neue Varianten beruhen — bei genetischer Grundlage — auf Rekombination. HEROLD (1955/56) fand bei seinen Untersuchungen keine neue Typen. Die Anzahl der Alveolenanordnungen ist auf Amrum ähnlich wie auf Hiddensee relativ gering, dagegen macht auch hier die Insel Föhr wieder eine Ausnahme (14 Varianten). Der normal ausgebildete vierwurzelige Zahn (a) erscheint bei der großen Zahl

	n	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q
Amrum	326	77	7,6	1,84	6,4	0,92		0,31						0,31	0,31	0,31	0,31	
Föhr	440	69,2	8,8	6,6	8,1	1,13	0,68		0,91	1,36	0,45	0,22	0,22	0,22			0,22	0,45
Mellum	19	52,8		15,8	26,3													

Abb. 3. Häufigkeitsprozente der einzelnen Varianten der Alveolen bei M²

der Varianten mit einem niedrigen Prozentsatz, bei den anderen Autoren macht er 80 bis 90 % aus. Vergleichbar ist die Insel Korsika mit 70 % Häufigkeit der Variante a.

Auf Mellum fand HEROLD den Normal-Typ mit 45,8 % und die Formen c und d mit 25 bzw. 22,9 %. Auf beiden Inseln ist der fünfwurzelige Zahn (b) sehr häufig, den bisher bekannten höchsten Prozentsatz gibt ZEJDA (1965) mit 2,6 % an. Die als neu beschriebenen Varianten e, m und q haben ebenfalls 5 Wurzeln. Einige neue Formen entstanden wieder durch Wurzelverschmelzungen.

c. Variabilität der Wurzeln des M³

Am M³ wurden 7 neue Formen des Wurzelbaus festgestellt. Nicht alle der auf Hiddensee gefundenen Varianten waren in dem Material von Amrum und Föhr nachzuweisen. Nur die neue Variante m (in Abb. 1 j) ist auf allen drei Inseln vorhanden

	n	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p
Amrum	311	66,8	2,9	2,5	1,9	8,4	9,6	0,97	2,5	2,25	1,3		0,32	0,32			
Föhr	412	83	5,6	1,21	0,48	2,9	2,2	0,97		1,21	0,73	0,48		0,48	0,24	0,24	0,24
Mellum	19	89,6				10,3											

Abb. 4. Häufigkeitsprozente der einzelnen Varianten der Alveolen bei M³

(Abb. 4). Die Alveolennorm mit 3 Wurzeln (a) liegt mit 66,8 % auf Amrum sehr niedrig, was wieder für eine lange Isolierung der Waldmaus auf dieser Insel sprechen könnte. Die 83 % Häufigkeit für Föhr entsprechen Festlandsverhältnissen.

Eine Verschmelzung der beiden vorderen Wurzeln führt zur Variante e, und wenn auch die dritte Wurzel mit einbezogen wird, zu der Form f. Diese beiden Anordnungen ergeben auf Amrum 18 %. Die Variante e fand HEROLD (1955/56) auf Texel und Mellum ($n = 48$) mit 20 bzw. 16,7 %. Andere Verschmelzungen der vorderen mit der hinteren Wurzel führen zu den Typen b und c. Diese Entwicklung geht weiter bis zur

Einwurzeligkeit, wie sie Variante h andeutet. Einwurzelige M^3 sind bisher nur für die Brandmaus (*A. agrarius*) nachgewiesen (Herold 1956/57).

In dem Material von der Insel Föhr wurden die Alveolenanordnungen mit 4 Wurzeln (j und k) festgestellt, die auch Herold erwähnt. Die Variante k war bisher nur vom Festland bekannt und fehlt bei allen Untersuchungen von Inselpopulationen (Herold 1964, Niethammer briefl.). Auch bei Populationen der Mittelmeerinseln ist sie nicht vorhanden (Kahmann). Das deutet wiederum auf ein spätes Eindringen der Waldmaus auf Föhr. Die Variante j ist dagegen mehrfach auf Inseln aufgetreten (auf Amrum nach Herold 2,1 %; n = 140). Der neu nachgewiesene Typ i (Variante c auf Abb. 1) wurde auf allen drei Inseln gefunden. Eine weitere neue Variante mit 4 Wurzeln (l) wurde bisher nur von Zejda (1965) mit 0,3 % Häufigkeit bei der Gelbhalsmaus (*A. flavicollis*) beobachtet.

5. Zahnanomalien

a. Zahnverschmelzung

Herold (1955) macht auf einen Fall bei der Gelbhalsmaus (*A. flavicollis*) aufmerksam, wobei die Wurzeln und Zahnkronen des M^1 und M^2 miteinander verschmolzen waren und so vollkommen, daß sich der Doppelzahn ohne Schwierigkeiten gemeinsam aus dem Alveolenbett heben ließ. Herold betont ausdrücklich die Seltenheit des Phänomens, diese Zahnanomalie sei ihm nur einmal unter 3000 untersuchten Apodemus-Schädeln aufgefallen. Niethammer (briefl.) erinnert sich, eine Zahnverschmelzung von M^1 mit M^2 einmal unter 600 Schädeln von *A. sylvaticus* aus Europa gefunden zu haben und bemerkt ebenfalls, daß solche Anomalien sehr selten auftreten müssen.

Kahmann (1969) nennt dagegen gleich 12 Fälle, wobei Alveolen des 2. mit Alveolen des 3. Backenzahnes verschmolzen sind. Auch bei meinen Untersuchungen traten mehrere Male Zahnverschmelzungen auf, solche von M^2 mit M^3 veranschaulicht Abb. 1 (Varianten f und g Hiddensee). Verschmelzung des M^1 und M^2 wurde auf Amrum neunmal gefunden (2,48 %). Dieses Merkmal war bei der Besiedlung von Amrum wohl zufällig vorhanden und wurde weiter vererbt. Bei der Variante o von Amrum (Abb. 3) hat eine Verschmelzung von M^1 und M^2 und von M^2 mit M^3 stattgefunden.

Auf der Insel Föhr lagen drei Fälle von Verwachsung des M^2 mit M^3 vor.

Abb. 5. Schädel der Waldmaus mit zusätzlichen Zähnen

b. Zusätzliche Zähne

Abb. 5 zeigt den Schädel einer juv. Waldmaus, bei der vor dem M^1 auf beiden Seiten ein zusätzlicher Zahn vorhanden ist, den ersten Fall bei dieser Art. Johnson (1952) verdanken wir eine Übersicht über Vorkommen von überzähligen Zähnen bei Nagetieren, er führt 6 Fälle an. Sugiyama, Sasaki, Sato, Hashimoto, Yura und Tajima (1963) berichten über überzählige Zähne bei weißen Ratten. An fünf Exemplaren wurden diese auf dem Unterkiefer

hinter dem M_3 gefunden. SHEPPE (1964) beschreibt überzählige Zähne an 3 Schädeln von *Peromyscus maniculatus.* Er deutet das Vorkommen als Entwicklungsanomalien und nicht als verkümmerte Backenzähne. KLUGE (1963) nennt als Gründe für das Auftreten solcher Zähne mechanische Entwicklungsstörungen, Fehlleistungen der Zahnleiste, Vererbung und Domestikation.

6. Diskussion

Nach HEROLD (1955/56) ist die Anzahl der Alveolenvarianten durch Zufallsauslese auf Inseln verringert. Die vorliegenden Ergebnisse zeigen, daß das Merkmal Alveolenvariabilität bei der Waldmaus auf Inseln nicht geringer variiert als auf dem Festland. Für die Haselmaus *(M. a. zeus)* konnte NIETHAMMER (1962) sogar eine größere Mannigfaltigkeit auf der Insel Korfu nachweisen. Ähnliches berichtet VAN VALEN (1965) für einige Vogelarten, bei denen auf Inseln bestimmte Merkmale eine größere Variabilität aufweisen.

Aber die Verteilung der Alveolenmuster, d. h. die Häufigkeit bestimmter Varianten, ist auf den Inseln anders als bei Festlandspopulationen, wie auch KAHMANN (1969) für Mittelmeerinseln aufzeigen konnte. Der Alveolenbau auf den untersuchten Nord- und Ostseeinseln ist dabei einander ähnlich. Auf allen Inseln mit einer genügend lange isolierten Population wurden neue Varianten der Alveolenanordnung entdeckt. Der Normaltyp — auf dem Festland mit 80 bis 90 % — muß dadurch weniger häufig vertreten sein.

Die beim M^1 als ursprünglich angesehene Form mit 5 Wurzeln (c in Abb. 1) tritt bei den Inseln Hiddensee, Amrum und Föhr mit einem größeren Prozentsatz auf als dem Festland (Festland 10 %). KAHMANN gibt diesen Typ z. B. auf der Insel Korsika mit 76,7 % an. Die Inseln des Mittelmeeres entsprechen in diesem Merkmal wohl mehr pleistozänen Verhältnissen.

Eine weitere Gemeinsamkeit der Nord- und Ostseepopulationen ist die Tendenz zur Wurzelverschmelzung. Bei noch nicht so lange isolierten Populationen (Föhr) ist sie nicht ausgeprägt: Der Anteil der Varianten mit Wurzelverschmelzung ist geringer. Die Waldmäuse der Insel Föhr zeigen in dieser Beziehung Merkmale von Festlandstieren. Durch die Größe der Population, das große Angebot von Tieren und den dadurch bedingten Genfluß ist eine Fixierung einer neuen Variante auf dem Festland selten möglich, auf der Insel ist die Chance bedeutend größer. Hier kann eine neu auftretende Variante vererbt und dann sogar relativ häufig werden.

Neue Untersuchungen über Inselpopulationen werden noch weitere unbekannte Alveolenmuster ergeben. Allerdings wissen wir über die Variabilität der Alveolen von *A. sylvaticus* für endgültige Aussagen noch zu wenig. Erst eine Untersuchung der Muster von mehreren Populationen aus Mitteleuropa an repräsentativem Material dürfte Aufschluß geben. Vielleicht kann man auch auf Grund der Kenntnis der Variabilität der Alveolen die Unterarten der in vielen Merkmalen stark variierenden Waldmaus in Europa abgrenzen, zum anderen wird man in der Artkennzeichnung bei der pleistozänen Kleinsäuger- und Gewöllforschung auf dieses Merkmal zurückgreifen wollen. Bei den Microtinen läuft die Evolution der Molarenstruktur auf eine ständige Komplizierung hin — Vergrößerung der Anzahl der Schmelzschlingen seit dem ersten Auftreten der Wühlmäuse im Pliozän. Über die Evolution der Alveolenmuster bei den *Apodemus*-Arten lassen sich bis jetzt noch keine Aussagen machen. Es bestehen sowohl Tendenzen zur Komplizierung (Auftreten neuer Wurzeln neben den Hauptwurzeln) als auch Vereinfachungen (Verwachsen von Innen-, vorderen oder hinteren Wurzeln).

Zusammenfassung

Es wurde die Verteilung der Alveolenmuster bei der Waldmaus (*A. sylvaticus*) auf den Inseln Hiddensee (Ostsee), Amrum, Föhr und Mellum (Nordsee) untersucht. Eine Verarmung an Varianten wurde nicht festgestellt, ihre Anzahl ist sogar größer als auf dem Festland. Auf allen Inseln besteht eine ausgeprägte Tendenz zur Wurzelverschmelzung.

Aus der Zahl der gefundenen Varianten des Alveolenbaus kann geschlossen werden, daß die Waldmauspopulation auf Hiddensee und Amrum schon lange vom Festland isoliert ist, während die Waldmaus auf Föhr die Insel erst in jüngster Zeit besiedelt haben muß. Es werden 15 Fälle von Zahnverschmelzungen beschrieben. Erstmalig wurde bei der Waldmaus das Vorkommen überzähliger Zähne in einem Fall festgestellt.

Die Wichtigkeit weiterer Untersuchungen zur Alveolenvariabilität wird aufgezeigt.

Summary

On the variability of the molar-roots of upper teeth in island-populations of the longtailed field-mouse (Apodemus sylvaticus [L.], 1758)

Examined is the distribution of the alveolar-patterns in island-populations of the longtailed field-mouse, *Apodemus sylvaticus* (Hiddensee, Baltic Sea and Amrum, Föhr, Mellum, North Sea). No impoverishment in variants has been ascertained, their number is on the contrary more numerous than on the mainland. On all islands there is a pronounced tendency towards fusion of the roots.

From the number of the discovered variants is to conclude that the Hiddensee- and Amrum-populations are isolated from the mainland since long, whereas the field-mouse the island Föhr has just recently colonized.

15 examples of molar-fusion are described. The occurence of supernumerary molar-teeth (one example) is the first case in *Apodemus sylvaticus.*

Literatur

Gatineau, M. (1956): Variabilite du nombre des alveoles radiculaires du maxillaire superieur chez le mulot *(Apodemus sylvaticus* L.) et chez la souris blanche *(Mus musculus* L., *albinos).* Mammalia **20**, 427—438.

Herold, W. (1955): Zahnverschmelzung bei einer Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis* Melch).) Z. Säugetierkunde **20**, 184—186.

— (1955/56): Studien an Inselpopulationen der Waldmaus *Apodemus sylvaticus* L. Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin, Math.-Nat. **5**, 143—149.

— (1956/57): Über die Variabilität der Molaren-Wurzeln des Oberkiefers bei einigen *Apodemus*-Arten. Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin, Math.-Nat. **6**, 237—244.

— (1963): Studien am Gebiß der Hausmaus *(Mus musculus* L.) Z. Säugetierkunde **28**, 110 bis 118.

— (1964): Über zwei seltene Zahnwurzel-Varianten des M^3 bei der Waldmaus. Z. Säugetierkunde **29**, 251—253.

Johnson, D. (1952): The occurence and significance of extra molar teeth in rodents. J. Mamm. **33**, 70—72.

Kahmann, H. (1969): Die Alveolenmuster der Oberkieferzahnreihe der Waldmaus, Hausratte und Hausmaus aus Populationen der großen Tyrrhenischen Inseln. Z. Säugetierkunde **34**, 3, 164—183.

Kluge, R. (1953): Über Vorkommen und Frequenz überzähliger Zähne bei den anthropoiden Affen mit besonderer Berücksichtigung der „Distomolaren" im Sinne Bolks. Wiss. Z. Univ. Greifsw. III, Math.-Nat. **617**, 533—556.

Krommenhoek, W., und Slob, A. (1967): Variabilität in aantal en vorm van de alveolen der molaren uit de bovenkaak bij de bosmuis, *Apodemus sylvaticus* L. Lutra **9**, 41—51.

Niethammer, J. (1962): Die Säugetiere von Korfu. Bonn. Zool. Beitr. **113**, 1—49.

Sheppe, W. (1964): Supernumerary teeth in the deer mouse, *Peromyscus.* Z. Säugetierkunde **29**, 14—16.

Sugiyama, T., Yokoyama, Y., Sasaki, T., Sato, J., Hashimoto, S., Yura, T., and Tajima, T. (1963): On the supernumerary teeth, particularly the fourth molars of white rats. Mie. med. J. **13**, 1—8.

Valen, van L. (1965): Morphological variation and width of ecological niche. Amer. Natural. **49**, 387—390.

Zejda, J. (1965): Zur Variabilität der Molarenwurzeln des Oberkiefers von 4 *Apodemus*-Arten. Z. Morph. Ökol. Tiere **54**, 699—706.
Zimmermann, K. (1962): Die Untergattungen der Gattung *Apodemus* Kaup. Bonn. Zool. Beitr. **13**, 198—208.

Anschrift des Verfassers: Detlef Robel, X-75 Cottbus, Thälmannstraße 23

Données Morphologiques sur quelques Micromammiferes en Laponie

Par Marie-Charlotte Saint Girons et Vratislav Mazak

Eingang des Ms. 15. 1. 1971

En 1966, l'un de nous avait participé à une mission en Laponie et capturé un certain nombre de Micromammifères. Cette mission s'effectuait dans le cadre de la Recherche Coopérative sur Programme n° 42 du Centre National de la Recherche Scientifique (responsable, Jean Corbel). Les premiers résultats avaient été encourageants. Entre le 18 août et le 15 septembre, 240 Micromammifères avaient été récoltés dans 14 localités différentes. Ils appartenaient à 8 espèces:

Sorex araneus	60
Neomys fodiens	3
Myopus schisticolor	1
Clethrionomys glareolus	82
Clethrionomys rutilus	5
Clethrionomys rufocanus	11
Microtus agrestis	62
Microtus oeconomus	16

Etant donnée la date des piégeages, la majorité des spécimens étaient des subadultes. Ils ont permis l'étude de la répartition et de l'habitat des espèces mais les données concernant la morphologie paraissaient insuffisantes. Les résultats écologiques ont fait l'objet d'une première publication (Saint Girons et Saint Girons 1970). Dans ces conditions, un second séjour en Laponie a été organisé à une période plus précoce de l'année suivante, entre le 5 juillet et le 3 août 1967. Neuf localités ont été étudiées, dont cinq pour la première fois, ce qui porte à dix-neuf le total des points de piégeage (Fig. 1). Cette seconde mission a été très décevante puisque 21 spécimens seulement ont été capturés; fort heureusement, presque tous étaient adultes.

Il n'est pas inutile, avant de donner les résultats de l'étude morphologique, de tenter d'expliquer cette apparente anomalie. On sait que les densités de population de petits Mammifères sont soumises à des fluctuations importantes dans les régions arctiques. Ces fluctuations affectent toutes les espèces au même moment sur l'ensemble des régions septentrionales d'un continent. Hansson (1969) a observé depuis 1959 trois cycles d'environ 3 ans dans les populations des montagnes du nord de la Suède. Dans cette région, et chez toutes les espèces, 1966 fut une année de pointe et 1967 au

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 179—190

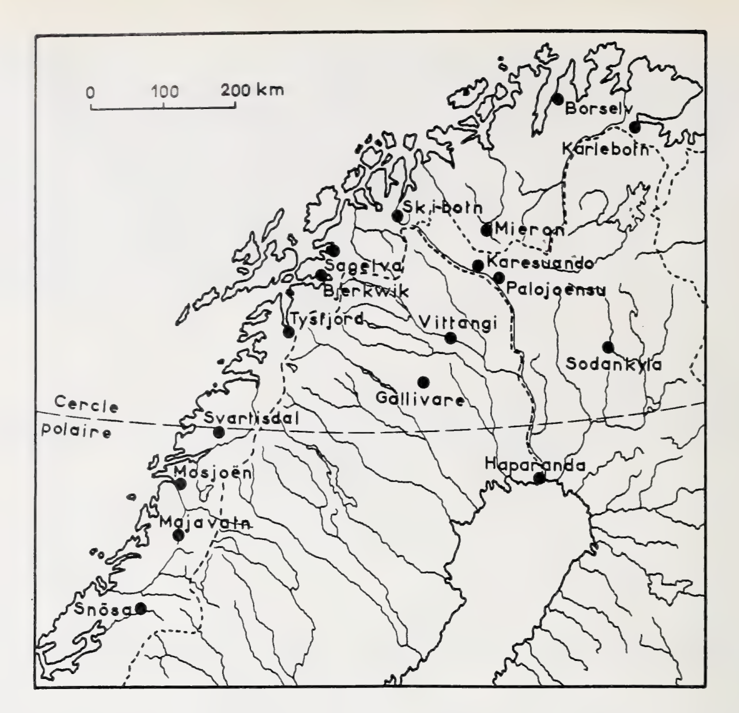


Fig. 1. Localisation des points de piégeage. Deux localités, très voisines de Svartisdal, ne figurent pas sur cette carte à grande échelle

contraire un creux. Ces données recoupent donc nos observations en Suède, Norvège et Finlande[1].

L'explication des cycles de pullulation est, on le sait, fort complexe. D'après Hansson, les pics de densité d'automne sont sans doute en relation avec la nourriture, les déclins au printemps avec l'abondance des prédateurs. Kalela (1962) avait déjà mis en évidence de facon frappante la relation entre la température et les maxima de densité par l'intermédiaire de la nourriture. Or, d'après les données climatiques, l'été 1966 fut plutôt chaud et l'hiver 1966–1967, au contraire, particulièrement précoce, froid et long. La végétation en souffrit visiblement. Nous donnons ci-dessous quelques chiffres concernant la température à Kautokeino, à quelques kilomètres au sud de Mieron, en Laponie intérieure norvégienne.

1966		1967	
Mois	T° moyenne	Mois	T° moyenne
M	1°1	M	2°6
J	11°	J	9°
J	13°2	J	12°2
A	9°5	A	11°6
S	1°9	S	7°4

En 1966, la neige disparut le 16 mai; en 1967, elle se maintînt jusqu'au 31 mai. Voici, à titre comparatif, les moyennes mensuelles de température de cette localité entre 1946 et 1965.

[1] M. Klima nous signale *(in litteris)* ques les densités de petits Mammifères étaient importantes en Laponie au cours de l'été 1970.

Tableau 1

Localité de capture des différentes espèces de petits Mammifères en Laponie

	Sorex cf. caec.	*Sorex aran.*	*Neomys fodie.*	*Myopus schis.*	*Cleth. glare.*	*Cleth. rutil.*	*Cleth. rufoc.*	*Microtus agrestis*	*Microtus oeconomus*
Norvége									
Karlebotn		+							
Mieron		+	+			+	+		
Skibotn		+							
Sagelva		+	+			+	+	+	
Tysfjord		+			+				
Svartisdal		+			+		+	+	
Mosjoën		+			+			+	
Mayavatn		+			+		+	+	
Snösa		+			+			+	
Suéde									
Vittangi		+			+		+		+
Gallivare		+		+	+	+			+
Haparanda		+							
Finlande									
Palojoensu		+			+				+
Sodankyla	+	+			+				+

J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
–13,8	–14,5	–11,3	–5,5	2,0	9,1	13,0	10,1	5,0	–2,8	–9,9	–13,7

Sur la côte norvégienne humide, les amplitudes thermiques sont amorties mais le contraste entre les deux années fut également notable. A Fauske, 70 km environ au nord du cercle polaire, le maximum absolu de l'année atteignit 30,7° C en juillet 1966 et seulement 23,6° C en août 1967. On trouve dans le livre de Corbel (1957) de nombreux renseignements concernant le climat du nord de la Scandinavie.

Les piégeages effectués en 1967, après l'hiver froid et long ont capturé les espéces suivantes:

Sorex cf. *caecutiens*	1
Sorex araneus	3
Clethrionomys glareolus	2
Clethrionomys rufocanus	3
Microtus agrestis	5
Microtus oeconomus	7

Nous tenons à remercier ici les participants de la R. C. P. „Laponie“ et particulièrement notre collègue et ami Jean Corbel, mort accidentellement au cours d'une récente mission. Il a encouragé nos recherches et, bien souvent, nous a

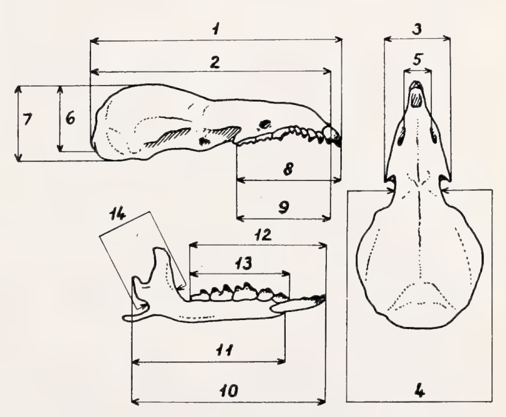


Fig. 2. Méthode de mensuration d'un crâne de Soricidae 1 = Longueur totale, 2 = Longueur condylobasale, 3 = Largeur du rostre, 4 = Largeur interorbitaire, 5 = Largeur infraorbitaire, 6 = Hauteur du crâne "a", 7 = Hauteur du crâne "b", 8 = Rangée dentaire supérieure "a", 9 = Rangée dentaire supérieure "b", 10 = Longueur de la Mandibule "a", 11 = Longueur de la Mandibule "b", 12 = Rangée dentaire inférieure "a", 13 = Rangée dentaire inférieure "b", 14 = Largeur de la Mandibule

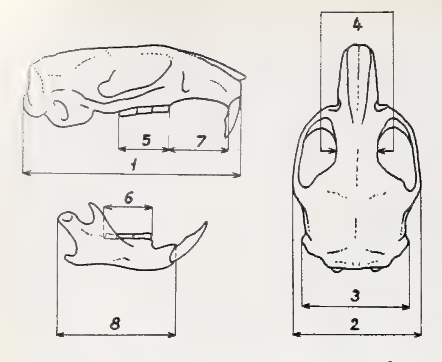


Fig. 3. Méthode de mensuration d'un crâne de Rongeur
1 = Longueur condylobasale, 2 = Largeur bizygomatique, 3 = Largeur mastoïdienne, 4 = Rétrécissement interorbitaire, 5 = Rangée dentaire supérieure, 6 = Rangée dentaire inférieure, 7 = Diastème, 8 = Longueur de la Mandibule

aidés matériellement. Nous remercions aussi le Dr. U. Bergström qui a facilité notre étude des collections du Musée d'Histoire Naturelle de Stockholm.

Le tableau 1 indique les espèces capturées dans les diverses localités. Les figures 2 et 3 montrent notre façon de mesurer les dimensions crâniennes. Les poids sont en grammes, les longueurs en millimètres. Le pied est toujours mesuré sans les ongles, la queue sans le pinceau de poils terminal.

Sorex cf. *caecutiens* Laxmann, 1788

Un mâle adulte a été capturé à Sodankyla (Finlande) dans les limites connues de répartition de l'espèce. Le biotope, assez humide, était constitué par un bois clair coupé de landes. Les essences dominantes étaient le Bouleau et le Sapin. Les dimensions et la coloration de cet exemplaire correspondent à celles de 3 spécimens que nous avons pu mesurer dans les collections du Musée d'Histoire Naturelle de Stockholm. Les mesures de ces individus (l'exemplaire capturé par nous aussi bien que ceux du Musée de Stockholm) sont résumées dans le tableau 2. Cependant, n'ayant pu rassembler de données sur un plus grand nombre de spécimens,

Tableau 2

Dimensions de *Sorex* cf. *caecutiens* et *Sorex caecutiens* du Musée d'Histoire Naturelle de Stockholm

		Musée d'Hist. Nat., Stockholm		
	Sodankyla (Finlande) 9—VII—1967	Malmberget (Suède) 15—III—1945	Mudtus (Suède) 30—X—1960	Gallivare (Suède) 29—VII—1923
Sexe	♂ ad.	? ad.	? ad.	♀ sen.
Poids	6,0	—	—	—
Tête et corps	62,5	—	59,0	—
Queue	32,0	—	36,0	—
Pied postérieur	11,0	—	11,3	—
Longueur totale	—	17,3	—	16,7
Condylobasale	—	16,5	—	16,0
Largeur du rostre	4,4	4,5	4,3	4,5
Largeur interorbitaire	3,0	3,1	3,0	3,1
Largeur infraorbitaire	2,1	2,1	2,1	2,1
Hauteur a	—	4,2	—	4,4
b	—	4,65	—	4,8
Dentaire supérieure a	7,4	7,3	7,4	6,9
b	6,7	6,7	6,7	6,5
Mandibule a	10,0	10,2	10,2	9,5
b	8,2	8,2	8,3	8,0
Dentaire inférieure a	6,7	6,9	6,9	6,5
b	4,3	4,3	4,2	4,0
Largeur de la Mandibule	1,7	1,7	1,7	1,7

Tableau 3

Dimensions de *Sorex araneus*

(mâles et femelles)

		n	Moy.	Limites	D. S.
Poids		57	8,30	5 —11	1,22
Tête et Corps		61	64,5	54,5—77	5,22
Queue		63	42,7	38 —49	2,59
Pied postérieur		62	12,66	11,5—13,8	0,47
Longueur totale		4	19,45	19,0—20,2	0,42
Condylobasale		4	18,92	18,8—19,2	0,15
Largeur du rostre		40	4,88	4,5— 5,1	0,27
Largeur interorbitaire		27	3,58	3,4— 3,7	0,09
Largeur infraorbitaire		46	2,52	2,3— 2,7	0,14
Hauteur	a	5	5,40	5,0— 6,0	0,13
	b	5	5,94	5,6— 6,4	0,31
Rangée dentaire sup.	a	45	8,53	7,8— 8,8	0,21
	b	45	7,36	7,0— 7,8	0,20
Mandibule	a	52	11,98	11,0—12,4	0,29
	b	54	9,91	9,6—10,3	0,18
Rangée dentaire inf.	a	57	7,85	6,6— 8,3	0,30
	b	58	5,08	4,9— 5,3	0,11
Largeur de la mand.		57	2,19	2,1— 2,3	0,05

nous n'osons être absolument affirmatifs quant à la détermination exacte de cet individu.

Sorex araneus Linnaeus, 1758

C'est le petit Insectivore le plus fréquemment rencontré en Laponie. Les exemplaires capturés étaient adultes ou subadultes. On sait que, chez cette espèce, les dimensions, au moins crâniennes, varient peu entre ces classes d'âge. Pour cette raison, il nous a semblé possible d' utiliser l'ensemble de nos résultats (Tableau 3).

Miller (1912) reconnaît l'existence en Scandinavie de 2 sous-espèces: *Sorex araneus bergensis* Miller, 1909, sur la côte atlantique et *Sorex araneus araneus* Linnaeus, 1758, dans le reste de la péninsule. La sous-espèce *Sorex araneus bergensis,* décrite de Graven, Hardanger (Norvège) diffère de la sous-espèce type par sa couleur plus foncée en pelage d'été et sa plus grande taille (pied postérieur: 13,6 à 14 mm; condylobasale: 19 a 20 mm).

Nous ne disposons de crânes complets que chez un très petit nombre d'exemplaires mais les données sur les dimensions des pieds postérieurs sont plus nombreuses. Tous nos exemplaires (47 disponibles) étant apparemment en pelage d'été, une comparasion devenait possible. Nous avons pu les diviser en 2 lots. Dans l'un d'entre eux, le dos des animaux est brun, dans l'autre, il est franchement noir. Précisons qu'aucun de ces individus n'était en pelage juvénile. Les animaux à dos brun ont été capturés dans les stations suivantes: Palojoensu, Tysfjord, Snösa, Svartisdal, Gallivare, Majavatn, Mosjoën, Mieron. Les animaux à dos noir proviennent de: vallée de la Sagelva, région de Mo-I-Rana (lac de Rovatnet et Svartisdal), Vittangi, Gallivare, Palojoensu, Haparanda.

Comme on le voit, le caractère distinctif relatif à la couleur n'est pas très net. Nous pouvons simplement dire que 4 individus capturés à Mieron (Laponie intérieure norvégienne) sont bruns, tandis que 14 animaux de la vallée de la Sagelva ont tous

le dos franchement noir. Dans ces deux lots, nous n'avons pas trouvé de différences de coloration entre les subadultes et les adultes. L'exemplaire le plus foncé de la collection, un mâle adulte, a été capturé à Haparanda (Suède) au fond du golfe de Botnie.

Du point de vue de la longueur du pied postérieur, nous trouvons:

Côte atlantique									Moyenne
Skibotn	12,9								12,9
Sagelva	12,3	12,5	12,5	12,9	12,6	13,5	13,3	12,4	
	13,2	13,3	13,6	12,5	13,0	12,8	13,5		12,93
Tysfjord	12,7	13,0							12,85
Svartisdal	13,0	13,0	13,6	13,0	12,0	12,0	12,3	12,5	
	13,0	13,0							12,74
Mosjoën	13,8	12,5							13,15

Laponie intérieure et côte de l'Océan Arctique									Moyenne
Karlebotn	12,5								12,5
Mieron	12,5	13,0	12,2	12,4	12,8				12,58
Majavatn	13,0	13,6							13,30
Snösa	12,4	12,6							12,50
Vittangi	12,4	12,5	12,5						12,47
Gallivare	12,3	12,0	12,0	12,3	12,5	12,4	12,5	12,5	
	12,5								12,33
Haparanda	12,3								12,3
Palojoensu	13,3	13,0	12,0	12,2	12,8	12,5	11,5		12,45
Sodankyla	12,2								12,2

Si nous groupons 4 stations de la Laponie intérieure (Mieron, Vittangi, Gallivare et Palojoensu) on trouve chez 24 individus: Moyenne = 12,44, minimum = 11,5, maximum = 13,3, D.S. = 0,30. Pour 3 stations atlantiques (Sagelva, Tysfjord et Svartisdal) on trouve chez 27 individus : Moyenne = 12,85, minimum = 12,0, maximum = 13,6, D.S. = 0,45. Tout ce que nous pouvons conclure c'est qu'il existe apparemment de l'intérieur à la côte une tendance à une augmentation de la longueur du pied.

Siivonen (1968) reconnaît l'existence de *Sorex araneus bergensis* sur la côte de Norvège et la rapproche de *Sorex araneus tetragonurus*. Cet auteur signale aussi que des exemplaires capturés dans la région de Kilpisjarvi (Laponie intérieure entre Skybotn et Palojoensu) semblent intermédiaires. C'est ce que nous avons noté également pour les animaux provenant de Palojoensu, Gallivare et Vittangi. Quant aux individus capturés non loin de la côte, entre Mo-I-Rana et Trondheim, ils nous semblent également intermédiaires. Notons que, d'après la carte de Siivonen, ils n'appartiendraient pas à l'aire de répartition de *Sorex araneus bergensis*.

Neomys fodiens (Pennant, 1771)

La Crossope a été capturée en Laponie intérieure (Mieron) et sur la côte (Sagelva). Elle atteint presque, au nord, le littoral de l'Océan Arctique. Les dimensions de 2 adultes capturés à Mieron sont données dans le tableau 4.

Les Crossopes de Norvège appartiennent à la sous-espèce type, *Neomys fodiens fodiens* (Pennant, 1771) et leur présence dans la région prospectée n'appelle aucun commentaire.

Myopus schisticolor (Lilljeborg, 1844)

Un Lemming des forêts adulte a été capturé à une altitude voisine de 300 m, près de Gallivare, en Laponie suédoise, à la limite septentrionale de l'aire de répartition de

Tableau 4

Dimensions de deux Crossopes, *Neomys fodiens*, adultes

S	1	2	3	4	5	6	7	8		9		10		11
								a	b	a	b	a	b	
M	18	85	65	19	6,4	4,5	3,2	10,3	9,5	14,2	11,6	9,4	6,0	2,2
F	20	89	61	19,5	6,5	4,7	3,4	10,2	9,4	14,2	11,7	9,2	5,8	

1 – poids; 2 – Longueur tête et corps; 3 – Longueur de la queue; 4 – longueur du pied postérieur; 5 – Largeur du rostre; 6 – Largeur interorbitaire; 7 – Largeur infraorbitaire; 8 – Longueur de la rangée dentaire supérieure; 9 – Longueur de la mandibule; 10 – Longueur de la rangée dentaire inférieure; 11 – Largeur de la mandibule (voir fig. 2).

l'espèce. C'est un mâle jeune adulte[2] dont les dimensions sont les suivantes: Poids = 18; T.+C. = 85,5; Queue = 15,5; Pied postérieur = 16,5; Oreille = 11,5; Bizygomatique = 14,9; R. den. s. = 7,1; R. dent. I. = 6,9; Diastème = 7,0; Longueur de la Mandibule = 15,8.

Clethrionomys glareolus (Schreber, 1780)

Le Campagnol roussâtre a été capturé dans presque toutes les stations de piégeages, à l'exception de l'extrême nord, c'est à dire à la limite septentrionale de répartition de l'espèce. Les dimensions des adultes figurent dans le tableau 5.

D'aprés Miller (1912), le Campagnol roussâtre est représenté en Scandinavie par deux sous-espèces, l'une sur la côte atlantique de la Norvège, s'étendant au moins au nord jusqu' à Bodö, est *Clethrionomys glareolus norvegicus* (Miller, 1900) décrit de Bergen; la seconde occupe l'intérieur, c'est *Clethrionomys glareolus suecicus* (Miller, 1900), décrit d'Upsala (Suède). Ces deux sous-espèces diffèrent par leur taille. Le Campagnol de la côte norvégienne est une grande sous-espèce (Pied postérieur entre 18,4 et 19 mm; Condylobasale entre 24,2 et 26,2 mm), celui de l'intérieur, au contraire, est de taille plutôt petite et ne diffère de la forme type que par une coloration rouge moins étendue sur le dos.

Si l'on en croit les diagnoses de Miller, tous les animaux que nous avons capturés en Scandinavie appartiennent à la sous-espèce *Clethrionomys glareolus suecicus.* Il en est de même de 112 adultes provenant de Suède que nous avons mesurés dans les collections du Musée de Stockholm:

Pied postérieur n = 67 Moyenne = 17,42 (16 –18) D. S. = 0,76
Condylobasale n = 101 Moyenne = 23,11 (21,6–25,3) D. S. = 0,71

Or, une partie fort importante de notre matériel provient de la côte atlantique (région de Mo-I-Rana, par exemple d'où Miller avait vu des individus) et si certains animaux ont été capturés à quelques kilomètres à l'intérieur des terres et donc en altitude (Svartisdal, par exemple, est à 200 m environ) d'autres le furent au niveau de la mer (Mosjoën) et même à quelques mètres du rivage (Tysfjord, entre Narvik et Bodö). Dans ces conditions, il semble que, d'après nos données, la sous-espèce *Clethrionomys glareolus norvegicus* soit confinée à l'extrême bordure côtière et n'atteigne pas la région de Mosjoën au nord. Nous ne l'avons jamais rencontrée.

[2] Il semble que les femelles soient nettement plus nombreuses que les mâles dans la nature (Kalela et Oksala, 1966).

Tableau 5

Dimensions de *Clethrionomys glareolus*

	n	Moy.	Limites	D. S.
Mâles				
Poids	28	21,1	17 —30	2,66
Tête et Corps	31	87,2	81 —104	4,73
Queue	32	44,8	38 —53	2,98
Pied postérieur	32	17,70	17,0—18,5	0,41
Condylobasale	13	23,12	22,3—24,3	0,48
Bizygomatique	14	13,21	12,6—14,3	0,50
Largeur mastoïdienne	14	11,36	10,9—11,6	0,22
Rétrécissement interorbitaire	18	3,87	3,6— 4,1	0,22
Rangée dentaire supérieure	32	5,48	5,1— 5,7	0,17
Rangée dentaire inférieure	32	5,16	4,9— 5,4	0,15
Diastème	26	6,74	6,3— 7,4	0,26
Mandibule	32	14,32	13,6—15,9	0,46
Femelles				
Poids	31	22,1	18 —38	4,67
Tête et Corps	33	89,3	80 —106	5,78
Queue	33	44,5	37 —56	4,34
Pied postérieur	33	17,75	16,7—18,7	0,44
Condylobasale	9	23,14	22,4—24,1	0,57
Bizygomatique	11	13,01	11,9—13,7	0,50
Largeur mastoïdienne	13	11,07	10,5—11,7	0,33
Rétrécissement interorbitaire	18	3,87	3,6— 4,0	0,11
Rangée dentaire supérieure	32	5,47	5,0— 5,8	0,21
Rangée dentaire inférieure	32	5,23	4,8— 5,5	0,17
Diastème	21	6,81	6,2— 7,6	0,37
Mandibule	31	14,55	13,7—16,0	0,42

Clethrionomys rutilus (Pallas, 1778)

Six individus seulement ont été capturés à Mieron (Norvège), Gallivare (Suède) et dans la vallée de la Sagelva (Norvège). Deux d'entre eux (de Mieron) étaient adultes. Leurs dimensions sont données dans le tableau 6.

Les captures de Gallivare et de la Sagelva sont à la limite méridionale de l'aire de répartition de l'espèce. Une sous-espèce de grande taille a été récement décrite de la côte atlantique du Finmark: *Clethrionomys rutilus finmarchicus* Siivonen, 1967. Nous ne l'avons pas rencontrée et tous nos exemplaires appartiennent de facon évidente

Tableau 6

Dimensions de deux adultes de Campagnol boréal, *Clethrionomys rutilus*

S	Poids	T + C	Queue	Pied pos.	Condylo-basale	Largeur bizygom.	Largeur interorb.	Longueur dent. S.	Longueur dent. I.	Diastème	Mandibule
M	22	93,5	31	17	—	13	3,9	5,3	5,0	7,3	14,2
F	28	93	31	18,3	—	—	—	5,0	4,9	7,4	15,4

à la sous-espèce type: *Clethrionomys rutilus rutilus* (Pallas, 1778) décrite de Sibérie, à l'est de l'Ob. L'aspect général aussi bien que les dimensions corporelles et crâniennes de nos spécimens correspondent entièrement à ceux indiqués par Ognev (1950) (cités par cet auteur) pour la sous-espèce nominale.

Clethrionomys rufocanus (Sundevall, 1846)

13 animaux ont été capturés, à l'intérieur aussi bien que sur la côte norvégienne. Parmi ceux-ci, 5 étaient adultes. Leurs dimensions sont données dans le tableau 7.

Tableau 7

Dimensions de 5 adultes de Campagnol de Sundevall, *Clethrionomys rufocanus*

S	Poids	T + C	Queue	Pied pos.	Condylo basale	Largeur bizygom.	Largeur interorb.	Longueur dent. S.	Longueur dent. I.	Diastème	Mandibule
M	39	104,5	30	17	—	—	—	6,3	6,2	7,8	16,4
M	35	108	28	18,7	—	—	3,6	6,2	6,5	7,2	15,1
F	46	117	33	18	—	15,2	3,8	6,7	6,5	8,4	16,8
F	34	108	32	18,4	—	—	—	6,4	6,2	7,3	16,2
F	34	98	28,5	18	—	—	3,8	6,6	6,1	7,2	15,8

Ces Campagnols ont été capturés à l'intérieur de l'aire connue de répartition. Leurs dimensions correspondent à celles indiquées par Siivonen (1968) comme par Miller (1912). Ils appartiennent à la sous-espèce type, *Clethrionomys rufocanus rufocanus* (Sundevall, 1846), décrite de Laponie suédoise.

Microtus agrestis (Linnaeus, 1761)

Le Campagnol agreste occupe l'ensemble de la péninsule scandinave. Nous avons capturé, dans la région côtière de la Norvège, entre la Sagelva au nord et la région de Snösa au sud, 67 individus dont 48 adultes (30 mâles et 18 femelles). Leurs dimensions sont données dans le tableau 8.

La sous-espèce de Scandinavie est la sous-espèce type, *Microtus agrestis agrestis* (Linnaeus, 1761), décrite d'Upsala (Suède) et caractérisée par sa grande taille. Nos données correspondent entièrement à celles de Miller (1912) et de Siivonen (1968).

Microtus oeconomus (Pallas, 1776)

23 individus ont été capturés, tous en Laponie intérieure, au delà du cercle polaire, ce qui correspond parfaitement à la répartition connue de l'espèce en Scandinavie (voir la carte de répartition de Siivonen, p. 95). 10 d'entre eux étaient adultes. Leurs dimensions figurent dans le tableau 9.

D'après Miller (1912), tous les individus de Scandinavie appartiennent à la forme type. Cependant, Siivonen distingue dans le nord de la péninsule, sur la côte du Finmark, la sous-espèce *Microtus oeconomus finmarchicus* Siivonen, 1967, caractérisée par sa taille plus faible (pied postérieur entre 17 et 19,6 mm; la moyenne est

Tableau 8

Dimensions de *Microtus agrestis*

	n	Moy.	Limites	D. S.
Mâles				
Poids	20	38,2	23 —61	12,74
Tête et Corps	28	104,6	85 —124	9,22
Queue	28	31,1	24 —36	3,01
Pied postérieur	29	18,64	17,20	0,66
Condylobasale	13	26,10	24,0—28,7	1,51
Bizygomatique	16	15,18	14,1—17,6	1,08
Largeur mastoïdienne	15	12,53	11,4—13,8	0,65
Rétrécissement interorbitaire	24	3,75	3,3— 4,1	0,21
Rangée dentaire supérieure	29	6,58	6,0— 7,0	0,26
Rangée dentaire inférieure	29	6,20	5,7— 6,7	0,25
Diastème	28	7,77	6,9— 9,2	0,56
Mandibule	28	17,15	15,6—18,2	0,80
Femelles				
Poids	9	35,7	23 —56	10,01
Tête et Corps	18	104,6	89 —127	9,32
Queue	18	30,6	21 —40	4,64
Pied postérieur	18	18,65	17,6—20,2	0,81
Condylobasale	7	25,99	25,2—27,9	1,28
Bizygomatique	10	15,16	14,2—16,3	0,69
Largeur mastoïdienne	4	12,27	11,5—13,5	0,70
Rétrécissement interorbitaire	13	3,74	3,4— 4,0	0,15
Rangée dentaire supérieure	18	6,61	6,3— 7,1	0,23
Rangée dentaire inférieure	18	6,18	5,8— 6,5	0,20
Diastème	17	7,83	7,0— 8,8	0,51
Mandibule	16	16,68	15,4—18,4	0,78

18 mm alors qu'elle est de 19,5 en Europe moyenne et atteint 20 mm en Russie). La description est faite d'après 29 individus dans les îles Vesterälen (nord des Lofoten). Nous n'avons jamais piégé dans les îles côtières et, d'après les données ci-dessus, les

Tableau 9

Dimensions de 10 adultes de Campagnol nordique, *Microtus oeconomus*

S	Poids	T + C	Queue	Pied pos.	Condylo basale	Largeur bizygom.	Largeur interorb.	Longueur dent. S	Longueur dent I.	Diastème	Mandibule
M	30	103	37	19,7	—	—	3,7	6,6	6,3	7,9	17,0
M	45	120	37	20,3	—	—	3,6	6,8	6,8	8,7	17,4
M	61	136	50	20,3	—	—	3,7	7,4	6,8	8,8	18,6
M	63	131	50	19,5	—	—	3,5	7,0	6,9	9,3	18,0
M	59	135	50	19	—	—	3,8	6,8	6,7	9,0	18,4
M	38	107	38	20	—	—	3,6	6,4	6,1	7,6	16,4
F		101	23	17,5	22,8	13,5	3,5	5,8	5,6	6,4	15,1
F		129	48	20	29,0	16,2	3,7	6,9	6,7	9,0	18,0
F		118	40,5	19	—	—	3,5	6,5	6,2	7,8	16,8
F	50	126	50	19,2	28,0	16,0	3,6	7,0	6,9	8,8	18,0

quelques exemplaires capturés en Laponie intérieure appartiennent à la sous-espèce nominale, *Microtus oeconomus oeconomus* (Pallas, 1776) (pied postérieur entre 17,5 et 20,3 mm, moyenne = 19,45). Il est donc possible que la sous-espèce *Microtus oeconomus finmarchicus* ait une aire de répartition restreinte et ne se retrouve pas en Laponie intérieure.

Chez les diverses espèces de Rongeurs capturés, les femelles adultes étaient pour la plupart gestantes ou en lactation avec *macula cyanosa* visibles. Nous donnons dans le tableau 10 le nombre des embryons et celui des *macula cyanosa*. 13 femelles gestantes capturées dans la province de Harjedalen (Suède) et appartenant aux collections du Musée de Stockholm, portaient en moyenne 5,2 (4–7) foetus.

Tableau 10

Nombre d'embryons et de *macula cyanosa* (entre parenthèses) chez quelques Rongeurs de Laponie

Clethrionomys glareolus	2 – (9) – (7) – (3) – (8)
Clethrionomys rutilus	6 –
Clethrionomys rufocanus	3 – 7 – 8 – (4)
Microtus agrestis	5 – 5 – 9 – 5 – 6 – 7
Microtus oeconomus	5 – 5 – 7 – (5)

On sait que, pour une espèce donnée, les formes de régions froides ont un nombre plus élevé de jeunes par portée (voir en particulier un travail sur *Clethrionomys glareolus* par Zejda, 1966). Parmi ces cinq espèces de Rongeurs, deux se retrouvent en France. Or, d'après nos données, la moyenne des embryons par portée y est seulement de 3,7 chez *Clethrionomys glareolus* et 5,2 chez *Microtus agrestis.*

Au cours des piégeages, nous n'avons pas capturé toutes les espèces de petits Mammifères habitant normalement la Laponie.

Erinaceus europaeus, le Hérisson, se rencontre, d'après Siivonen (1968) au nord du golfe de Botnie dans la région de Rovaniemi (Finlande). Nous ne l'y avons pas vu.

Sorex isodon, la Musaraigne de la Taïga se trouverait aussi dans cette région; *Sorex minutus* est présente partout sauf dans l'extrême nord et *Sorex minutissimus* se trouve en Finlande et dans le nord de la Suède. Aucune de ces espèces ne figure dans nos captures.

Lemmus lemmus, le Lemming des montagnes, n'a jamais été capturé mais nous avons trouvé de nombreux cadavres pris dans la glace de Svartisen à une altitude voisine de 450 m (nord-ouest de Mo-I-Rana) et des ossements au fond d'un trou (sans doute restes de repas de Carnivores) dans une grotte au nord-est de cette localité.

Arvicola terrestris, le Rat d'eau, était de taille trop forte pour figurer dans les captures, vu le type de piège utilisé. Nous ne l'avons jamais observé non plus.

Mus musculus, la Souris, occupe la côte et quelques points de la Laponie intérieure. Il est possible que nos piégeages, toujours hors des agglomérations et le plus souvent assez loin d'habitations permanentes isolées, ne nous aient pas permis de la rencontrer.

Résumé

Au cours des étés 1966 et 1967, les auteurs ont capturé en Laponie 261 petits Mammifères des espèces suivantes: *Sorex* cf *caecutiens, Sorex araneus, Neomys fodiens, Myopus schisticolor, Clethrionomys glareolus, Clethrionomys rutilus, Clethrionomys rufocanus, Microtus agrestis* et *Microtus oeconomus.* Les espèces les plus fréquemment rencontrées sont, dans l'ordre, *Clethrionomys glareolus, Microtus agrestis* et *Sorex araneus.* Les auteurs discutent de l'appartenance subspécifique des différents petits Mammifères et donnent les principales mensurations des exemplaires adultes.

Summary

Some remarks on the Morphology of small Mammals in Lapland

During the summers of 1966 and 1967, 261 small mammals were caught in Lapland; they belonged to the following species: *Sorex* cf *caecutiens, Sorex araneus, Neomys fodiens, Myopus, schisticolor, Clethrionomys glareolus, Clethrionomys rutilus, Clethrionomys rufocanus, Microtus agrestis* and *Microtus oeconomus.* The most common ones captured were respectively *Clethrionomys glareolus, Microtus agrestis* and *Sorex araneus.* The droit discuss the subspecific status of the animals and publish the dimensions of the adult specimens.

Zusammenfassung

Während der Sommer 1966 und 1967 wurden in Lappland 261 Kleinsäuger gefangen; sie gehörten zu folgenden Arten: *Sorex caecutiens, Sorex araneus, Neomys fodiens, Myopus schisticolor, Clethrionomys glareolus, Clethrionomys rutilus, Clethrionomys rufocanus, Microtus agrestis* und *Microtus oeconomus.* Die am häufigsten gefangenen Arten waren *Clethrionomys glareolus, Microtus agrestis* und *Sorex araneus.* Die Autoren diskutieren den subspezifischen Status der Tiere und veröffentlichen die Maße der adulten Tiere.

Bibliography

Corbel, J. (1957): Les karsts du Nord-Ouest de l'Europe. Mém. et Doc. Institut d'études rhodaniennes, Univ. Lyon, **12,** 541 pp.

Hansson, L. (1969): Spring populations of small mammals in central Swedish Lapland in 1964—1968. Oïkos, **20,** 431—450.

Kalela, O. (1962): On the fluctuations in the numbers of Arctic and Boreal small rodents as a problem of production biology; Ann. Acad. Sc. Fennicae A, **4,** (66): 5—38.

Kalela, O., and Oksala, T. (1966): Sex ratio in the wood lemming, *Myopus schisticolor* (Lilljeb.) in nature and in captivity; Ann. Univ. Turku, A **2** (37), 1—24.

Miller, G. S. (1912): Catalogue of the Mammals of Western Europe, London (British Museum): 1019 pp.

Ognev, S. I. (1950): Zveri SSSR i prilezhashchikh stran (Mammals of USSR and Adjacent Countries); T. VII, Moscou et Leningrad: 706 pp.

Saint Girons, M. C., et Saint Girons H. (1970): Notes sur l'Ecologie des petits Mammifères de Laponie; Terre et Vie, **117** (3), 331—345.

Siivonen, L. (1968): Nordeuropas däggdjur, Norstedt et Söners, Stockholm, 183 pp.

Zejda, J. (1966): Litter size in *Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780; Folia zool. **15,** 193 to 206.

Adresse des auteurs: Dr. Marie-Charlotte Saint Girons, Laboratoire d'Ecologie générale, Museum National d'Histoire Naturelle, F — 91 Brunoy — et Dr. Vratislav Mazak, Laboratoire d'Ecologie générale, Muséum National d'Historie Naturelle, F — 91 Brunoy, France (adresse actuelle: Národni Museum V Praze, Václavske namesti 68, Praha II, Československo)

SCHRIFTENSCHAU

KUHN, OSKAR: **Die säugetierähnlichen Reptilien (Therapsiden).** Die neue Brehm-Bücherei, Wittenberg 1970.

Die zahlreichen Entwicklungslinien der Therapsiden werden vielseitig und anschaulich wiedergegeben. Eine für Säugetierkundler höchst nützliche Zusammenstellung.

W. HERRE, Kiel

BASTOCK, MARGARET: **Das Liebeswerben der Tiere.** Eine zoologische Untersuchung. Gustav-Fischer-Verlag, Stuttgart 1969. XI, 190 S., 62 Abb. Kt. 22,50 DM.

Das Taschenbuch berichtet zwar nicht von Säugetieren, es gibt aber eine gedankenreiche Übersicht über das Balzverhalten in stammesgeschichtlicher Sicht und in physiologischer Sicht, die für Säugetierkundler, welche sich mit fortpflanzungsbiologischen Fragen auseinandersetzen, sehr anregend ist.

W. HERRE, Kiel

WALTER, HUBERT: **Grundriß der Anthropologie.** Moderne Biologie. BLV Verlagsgesellschaft, München 1970. 117 Abb., Kart. 22,— DM.

Eine flüssig geschriebene Einführung in die Anthropologie, in welcher prägnant die wichtigsten Probleme dieses Forschungsbereiches und ihre Bedeutung für andere Wissenschaftszweige herausgestellt werden.

W. HERRE, Kiel

BRAUER, K., und SCHOBER, W.: **Katalog der Säugetiergehirne.** VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1970. 173,00 DM.

In den letzten Jahren sind Fragen der makroskopischen Hirnmorphologie wieder in den Vordergrund getreten. Der spezielle Organisationszustand eines Gehirnes ist weitgehend aus der äußeren Form abzulesen; so ist z. B. der Neencephalisationsgrad nach der äußeren Form gut zu beurteilen. So gibt die Analyse der Hirnform viele Möglichkeiten zur Beurteilung der stammesgeschichtlichen Evolutionshöhe einer Säugetierform; damit sind auch Rückschlüsse auf Evolutionsabläufe möglich. Auch bei fossilem Material ist eine Untersuchung der Hirnform an Hirnschädelausgüssen und Steinkernen durchführbar, damit ist es möglich, die Formentwicklung des Säugergehirns in echten Stammesreihen zu analysieren. Hinzuzufügen ist noch, daß die Untersuchung der Hirngestalt auch Aussagen über den Spezialisationsgrad zuläßt.

Abbildungen und Angaben über die Form und Maße von Gehirnen sind im Schrifttum weit verstreut. Es ist daher sehr verdienstvoll, daß die Gehirne möglichst vieler Säugerarten aus allen rezenten Ordnungen abgebildet (Foto, Zeichnung) und die wichtigsten Daten publiziert werden. Das Werk ist allen Forschern zu empfehlen, die sich mit Bau und Leistungen des Gehirns befassen.

M. RÖHRS, Hannover

PORTMANN, A.: **Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere,** 4. überarbeitete und ergänzte Auflage, Verlag Schwabe, Basel 1969. 344 S., 271 Abb. Ln. 38,—.

Der „PORTMANN" ist als einführendes Lehrbuch über Probleme und Ergebnisse der vergleichenden Morphologie der Wirbeltiere Zoologen, Antropologen, Veterinären und Humanmedizinern hinlänglich bekannt. Seit der 1. Auflage 1948 haben alle Interessenten dieses Werk schätzen gelernt. Nunmehr liegt die 4. überarbeitete und ergänzte Auflage vor. Gegenüber der 3. Auflage wurden 3 Abbildungen erneuert und der Text teilweise ergänzt. Das Anliegen des Autors, eine umfassende, aber kurze Darstellung der vergleichenden Morphologie zu geben, bleibt erfreulicherweise auch in der neuen Auflage gewahrt. Die großen Kapitel: Bewegungsapparat, Orientierungsapparat, Betriebsapparat, Organe der Arterhaltung und der Entwicklung, Hautstrukturen und Erscheinung der Wirbeltiere sind klar gegliedert und übersichtlich abgehandelt. Zahlreiche Abbildungen veranschaulichen die ohnehin klar beschriebenen Fakten. Insgesamt ist die 4. Auflage jedem Interessenten zu empfehlen.

D. KRUSKA, Hannover

Klemm, M.: **Zoologisches Wörterbuch.** Paläarktische Tiere. Teil I: Wirbeltiere, Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg. Lieferungen 1—5, je Lieferung 19,60 DM.

Das Zoologische Wörterbuch von M. Klemm ist der Erfolg 45jähriger Arbeit. Der Autor will damit die Orientierung deutscher Zoologen, Veterinäre und Jäger in russischer Fachliteratur, bzw. die russischer Forscher in deutschen Abhandlungen ermöglichen. Anatomische, pathologische und jagdkundliche Fachausdrücke sowie wissenschaftliche und Volksnamen von paläarktischen Tieren sind in deutsch — lateinisch — russisch sowie russisch — lateinisch — deutsch alphabetisch geordnet und zusammengestellt. Darüber hinaus erhält jeder Interessent Auskunft über die systematische Zugehörigkeit der Tiere. Mit dem Erscheinen der 5. Lieferung ist der Teil I Wirbeltiere nunmehr abgeschlossen. Ein ausführliches Register der wissenschaftlichen Namen und ein Verzeichnis der abgekürzten Autorennamen beschließen den I. Teil. Das kurze Verzeichnis der wichtigsten benutzten deutschsprachigen Literatur verweist auf nur 24 Arbeiten, „klassische" systematische Werke bleiben leider unerwähnt. Insgesamt aber kann die Anschaffung dieses Wörterbuches jeder zoologisch orientierten Bibliothek angeraten werden. Wir erwarten die 5 noch ausstehenden Lieferungen des Teils II Wirbellose und hoffen, daß sich mit Hilfe dieses Werkes deutsche und russische Forschung gegenseitig informieren.

D. Kruska, Hannover

BEKANNTMACHUNG

In Brno (Brünn) CSSR findet vom 22. bis 26. November 1971 statt:

International Symposium on Species and Zoogeography of European Mammals

Nähere Auskunft: Dr. R. Obstel, CSc. und Prof. Dr. J. Kratochvil, Dr. Sc., Institut für Wirbeltierzoologie, Květná 8, Brno, CSSR.

Biologie der Geburt

Eine Einführung in die vergleichende Geburtskunde. Von Dr. Cornelis Naaktgeboren, Amsterdam, und Prof. Dr. Everhard Johannes Slijper †. 1970. 225 Seiten mit 275 Abbildungen und 14 Tabellen. Ganz auf Kunstdruckpapier. Leinen 48,— DM

„Das umfangreiche anatomische, embryologische und endokrinologische Material und eine Fülle von Einzelbeobachtungen während der Geburten wird hier erstmals geordnet und verglichen. Ausgezeichnetes Bildmaterial illustriert den Text. Zoologen und Mediziner, aber auch Pharmakologen und Anthropologen werden gleichermaßen an diesem Buch interessiert sein."

Naturwissenschaftliche Rundschau

Der Energiehaushalt von Mensch und Haustier

»The Fire of Life«. Ein Lehrbuch der Tierenergetik. Von Prof. Dr. Max Kleiber, Davis, California/USA. Vom Verfasser übertrag. unter Mitwirk. von Univ.-Doz. Dr. J. O. Gütte, Göttingen. 1967. 358 Seiten mit 78 Abbildungen und 94 Tabellen. Leinen 86,— DM

„Das Werk kann als Musterbeispiel für ein Lehrbuch über moderne naturwissenschaftliche Probleme gelten: Verständliche Sprache, übersichtliche stoffliche Gliederung, klare Terminologie und eine brillante Darstellungsweise. Alle interessierten Naturwissenschaftler werden sich der von diesem Werk ausgehenden Faszination nicht entziehen können." *Zentralblatt für Veterinärmedizin*

Riesen und Zwerge im Tierreich

Von Prof. Dr. Everhard Johannes Slijper, Amsterdam. Aus dem Niederländ. übertragen von Ruth Bartels. 1967. 199 Seiten mit 106 Abb. im Text und auf 8 Tafeln. Lein. 26,— DM

„Die Größenabhängigkeit von Organisation und Funktion der Tiergestalt gehört zu den reizvollsten zoologischen Themen. — Es ist ein Genuß, die allgemein verständliche und doch so fundierte Darstellung zu lesen, die auch alltägliche Erfahrungen in einem unerwarteten Licht zeigt. Diese Fragen sollten besonders den zoologischen Systematiker fesseln." *Bonner Zool. Beiträge*

Die Sinneswelt der Tiere und Menschen

Fragen, Ergebnisse und Ausblicke der vergleichenden Sinnesphysiologie. Für Wissenschaftler und Naturfreunde. Von Dr. Lorus J. Milne und Dr. Margery Milne. Aus dem Amerikan. übersetzt von Ingeborg Schwartzkopff. 2. Auflage. 1968. 315 Seiten. Leinen 24,— DM

„Das Buch gehört zu den bemerkenswertesten populärwissenschaftlich-biologischen Arbeiten der jüngeren Zeit. Wie hier die Sinnesorgane der Tiere und des Menschen und ihre Leistung wissenschaftlich aber auch leichtverständlich in faszinierender Weise dargestellt sind, verdient höchstes Lob."

Zeitschrift für angewandte Entomologie

Die Säugetiere Europas

Westlich des 30. Längengrades. Ein Taschenbuch für Zoologen und Naturfreunde. Von F. H. van den Brink. Übersetzt und bearbeitet von Dr. Th. Haltenorth, München. 2., neubearbeit. Aufl. 1972. Ca. 225 Seiten mit ca. 470 Abb., davon 163 farbig nach Vorlagen von P. Barruel. Leinen, ca. 28,— DM · Erscheint Frühjahr 1972

Alle in Europa westlich des 30. Längengrades frei lebenden Säugetiere werden nach der bewährten Darstellungsweise von Peterson auf zahlreichen, vielfach farbigen Tafeln abgebildet. Der auf das Wesentlich beschränkte und durch Verbreitungskarten unterstützte Text unterrichtet jeweils über Kennzeichen, Vorkommen und Verbreitung eines Tieres, über Verhalten und verwandte Arten.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

C 22209 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

36. BAND · HEFT 4

August 1971





VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

HOFFMANN, R. S.: Relationships of Certain Holarctic Shrews, Genus *Sorex* 193

BARTMANN, W.: Superfetation beim Virginia-Hirsch (*Odocoileus virginianus* Zimmermann 1780). — Superfetation with Virginia Derr (*Odocoileus virginianus* Zimmermann 1780) 200

KOLB, A.: Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen der Nasenhöhle und des Riechepithels einiger Fledermausarten. — Examinations by light- and electron-microscope of the cavum nasi and olfactory epithelium of some kinds of bats 202

VAUK, G.: Zwei bemerkenswerte Beobachtungen am Schabrackenschakal *(Canis mesomelas)* in SW-Afrika. — Two remarkable observations on *Canis mesomelas* in SW-Africa 213

GEWALT, W.: Grindwal-Strandung (*Globicephala melaena* Traill.) auf Sylt. — Stranding of *Globicephala melaena* Traill. at Sylt 215

WITTE, G. R.: Jungentransport in den Backentaschen beim Syrischen Goldhamster (*Mesocricetus auratus* Waterhouse, 1839). — Cheek pouch carrying of the Golden Hamster (*Mesocricetus auratus* Waterhouse, 1839) 216

SAMBRAUS, H. H. : Das Sozialverhalten von domestizierten Ziegen. — The social behaviour of domesticated goats 220

MÜLLER, P., und SILVA, F.: Beitrag zur Chiropterenfauna der Insel von São Sebastião (Brasilien 23°50'S/45°20'W). Article on Chiroptera fauna of the Isle of São Sebastião (Brazil 23°50'S/45°20'W) 225

NIETHAMMER, G.: Die Gemsen Neuseelands. — The chamois from New Zealand 228

GROVES, C. P.: Species Characters in Rhinoceros Horns 238

Schriftenschau 253

Dieses Heft enthält 2 Beilagen des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassungen in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Herren Herausgeber oder direkt an den Schriftleiter: Prof. Dr. Manfred Röhrs, Zoologisches Institut der Tierärztl. Hochschule, Hannover, Bischofsholer Damm 15.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in wenigen Zeilen anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen der Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Gesamtvertrages vom 15. 7. 1970 zu behandeln.

Sonderdrucke: An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 108,— DM zuzügl. amtl. Postgebühr. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 20,— DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.

Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde 36 (1971), H. 4, S. 193—256

Relationships of Certain Holarctic Shrews, Genus *Sorex*

By ROBERT S. HOFFMANN

Receipt of Ms. 11/20/1970

A number of authors in recent years have proposed that each of several species of *Sorex* has a Holarctic distribution. KUZYAKIN (in BOBRINSKII et al., 1944) while reducing the number of recognized Russian species to six, suggested that the Palearctic *S. araneus* was closely related to *S. tundrensis* and *S. arcticus* of the Nearctic; CHAWORTH-MUSTERS (in ELLERMAN and MORRISON-SCOTT 1951) regarded certain of these Palearctic populations as conspecific with *S. tundrensis;* RAUSCH (1953) considered *S. tundrensis* from Alaska as conspecific with *S. arcticus* from further east, but cautioned that relationships between *araneus, tundrensis,* and *arcticus* remained to be worked out; he later concluded (1963), following SHVARTS (1959), that *S. arcticus,* but not *S. araneus,* was Holarctic.

BOBRINSKII et al. (op. cit.) also suggested that *S. mirabilis* from eastern Siberia was conspecific with *S. pacificus* from western North America, and was followed by ELLERMAN and MORRISON-SCOTT (op. cit.). FINDLEY (1955) who placed *pacificus* in *S. vagrans,* made no comment on *S. mirabilis.*

VAN DEN BRINK (1953, 1967) regarded the Old World *S. caecutiens* as conspecific with *S. cinereus* of the New World, and also followed the previously cited authors in regarding *S. araneus* (including *tundrensis* and *arcticus)* and *S. pacificus* (including *mirabilis)* as Holarctic species. Finally, VAN DEN BRINK (1953), and SKAREN (1964) suggested that the Palearctic S. *unguiculatus* and *S. sinalis* (listed as subspecies of *araneus* by ELLERMAN and MORRISON-SCOTT, op. cit.) were conspecific with *S. obscurus* (previously united with *S. vagrans* by FINDLEY, op. cit.) and also comprised a Holarctic species.

If these various proposals were accepted, three taxa, as follows, would have to be considered Holarctic species:

1. *Sorex araneus* Linnaeus, 1758, consisting of *S. araneus (sensu stricto); S. tundrensis* Merriam, 1900; and *S. arcticus* Kerr, 1792.
2. *Sorex caecutiens* Laxmann, 1788, consisting of *S. caecutiens (sensu stricto); S. cinereus* Kerr, 1792; *S. prebli* Jackson, 1922; and *S. lyelli* Merriam, 1902.
3. *Sorex vagrans* Baird, 1857, consisting of *S. obscurus* Merriam, 1891; *S. pacificus* Coues, 1877; *S. yaquinae* Jackson, 1918; *S. mirabilis* Ognev, 1937; *S. unguiculatus* Dobson, 1890; and *S. sinalis* Thomas, 1912; as well as *S. vagrans (sensu stricto).*

It is clear from an examination of the pertinent literature that the key to the problem of Holarctic relationships in *Sorex* resides in, first, the correct interpretation of relationships among shrew taxa in the Palearctic, and especially eastern Siberia, and second, an understanding of the relationships between taxa of eastern Siberia and western North America, on either side of the presently-existing barrier, Bering Strait. In recent years much has been accomplished by Russian mammalogists in clarifying the situation among overly-lumped taxa of Palearctic shrews, and it seems useful at this time to review and interpret this recent work for the benefit of European and American workers whose access to the Russian literature is limited. Supplementing this review are certain new data and new interpretations of the relationships of certain taxa in eastern Siberia and western North America.

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 193—200

After this paper was in the editor's hands, an important new paper on Holarctic shrews arrived; "Novie dannie po sistematike nekotorikh vidov zemleroek (Soricidae) Palearktiki i Nearktiki", Acta Theriologica, 14 (3): 21—34, 1969, by BORIS YUDIN, who independently reached many of the same conclusions presented in the present paper.

The *Sorex araneus - tundrensis - arcticus* group

STROGANOV (1957) published a detailed study of the insectivores of Siberia, in which he divided the *Sorex araneus* group into five species in addition to the nominate species. According to him, *Sorex asper* was restricted to the Tyan Shan Mountains; *S. unguiculatus* to the Amur-Ussuri River region and Kamchatka, in the Soviet Far East; *Sorex daphaenodon* and *S. vir* were restricted to Siberia east of the Ob and Yenesei rivers; and *S. arcticus* was considered to range from eastern Siberia westward to the Ural Mountains. *Sorex araneus* proper was considered by him to occupy the western Palearctic, occuring eastward only as far as a line drawn from the Ob estuary to Lake Baikal. Ecological studies in central Siberia by YUDIN (1962) confirmed the sympatric existence of four species of the "*araneus group*" in this area.

GUREEV (in GROMOV et al. 1963) followed STROGANOV in most respects, but recognized an additional species of the "*araneus* group" as distinct, *S. raddei*, in the Caucasus Mountains. KUZYAKIN (in BOBRINSII et al. 1965) in the revised edition of their work, while agreeing to the separation of *S. unguiculatus* and *S. daphaenodon*, did not follow STROGANOV and GUREEV in recognizing as species *arcticus, asper, raddei* or *vir;* FLINT et al. (1965) did likewise. DOLGOV (1966, 1967), the most recent student of Palearctic *Sorex*, not only admitted all of the species previously raised to this rank by STROGANOV and GUREEV, but split off from what remained of *S. araneus* two more species. DOLGOV considered *Sorex caucasicus*, like *S. raddei*, to be restricted to the Caucasus Mountains; while *S. centralis* was considered to have a broad trans-Palearctic range, in the taiga zone. SIIVONEN (1965) thought that the the species to which DOLGOW applied the name *S. centralis* should bear the name *S. isodon*, and that the specimens on which the name *S. centralis* was based may belong to the *S. caecutiens* group. Finally, *S. robaratus* of the Altai Mountains may be a distinct species in the "*araneus* group" (YUDIN and BARSOVA 1967), and recent cytological studies of *S. araneus* in western Europe indicate that there are actually two sibling species there (MEYLAN 1964, 1965).

If *S. centralis* (or *isodon*) be admitted as a species, and recent studies of its chromosomes support this (HALKKA et al. 1970), then, according to DOLGOV and YUDIN, the central Siberian highlands between the Ob und Yenesei rivers are inhabited by five species of *Sorex* superficially so similar that they have in the past all been considered to belong to one species, *Sorex araneus*. Farther east, toward Bering Strait, at least four species still occur — *arcticus, centralis (= isodon), daphaenodon*, and *vir*. Of these only *S. arcticus* appears to be a Holarctic species, closely resembling *S. arcticus tundrensis* of northwestern North America (HOFFMANN and PETERSON 1967). If *tundrensis* should eventually prove specifically distinct from *S. a. arcticus* and other subspecies in North America (P. M. YOUNGMAN pers. comm.) then the Holarctic species (and its Siberian subspecies) will bear the name *Sorex tundrensis*.

The *Sorex caecutiens - S. cinereus* problem

STROGANOV (op. cit.) was the first to report the existence in Siberia of *Sorex cinereus*, a species previously regarded by most as Nearctic. As noted above, VAN DEN BRINK considered *cinereus* conspecific with *S. caecutiens*, forming a Holarctic species, but

this position is not tenable if *cinereus* and *caecutiens* are geographically sympatric in eastern Siberia. Additional support for the view that they are distinct species derives from their karyotypes; in North American *S. cinereus* 2n = 66 (Meylan 1968), and in *S. caecutiens,* 2n = 42 (Skaren and Halkka 1966, Fredga 1968). Subsequent Soviet authors have either assigned the supposed *cinereus* specimens from Siberia to *S. caecutiens* (Flint et al. 1965); to *S. minutus* (Kuzyakin, in Bobrinskii et al. 1965), or have not dealt with the problem (Gureev, in Gromov et al. 1963; Dolgov 1966, 1967). Hoffmann and Peterson (1967) compared not only specimens of Siberian *cinereus* and *caecutiens* with Alaskan *cinereus,* but also with the insular populations of the Bering Sea, *S. jacksoni* (St. Lawrence Island), *S. pribilofensis* (St. Paul Island, Pribilofs), and the holotype and topotype of *S. hyrdodromus* (Unalaska Island). It was concluded that these three insular populations should be assigned to the *cinereus* group rather than the *araneus-tundrensis-arcticus* group to which they had been allocated by earlier authors. *Sorex cinereus* is thus a Holarctic species, extending from North America across the Bering Strait and several of its islands to eastern Siberia, where it is sympatric with the phenetically similar *S. caecutiens* and *S. minutus* (Hoffmann and Peterson op. cit.).

Van den Brink (1953) also regarded the Nearctic *S. preblei* and *S. lyelli* of the *cinereus* group as conspecific with *S. caecutiens.* There is, however, new evidence that *S. preblei* is distinct from, and sympatric with, *S. cinereus* in at least one area, western Montana (Hoffmann et al. 1969).

Sorex mirabilis, S. pacificus and the presumed Rassenkreis in *Sorex vagrans*

Kuzyakin's original suggestion that *S. mirabilis* of the Amur-Ussuri River region of the Soviet Far East could not be separated from *S. pacificus* of the northwestern coast of the United States was rejected by Stroganov (op. cit.). He was followed by Gureev (in Gromov et al. 1963), but Kuzyakin reaffirmed his original opinion (in Bobrinskii et al. 1965), while rejecting Findley's contention that *pacificus* should be considered a subspecies of *S. vagrans.* The name of the Ussuri giant shrew was thus *Sorex pacificus mirabilis,* as Flint et al. (1965) agreed. Dolgov (1966, 1967) instead followed Stroganov, and subsequently Heptner and Dolgov (1967) proposed a new subgenus, *Ognevia,* to accommodate what they believed to be important peculiarities found in *S. mirabilis.* They state: "... the structure of the anterior upper incisor... [differentiates] this species from all other species of the genus *Sorex* . . ." (translation mine). The structure in question is a well-developed medial tine (Zubets) or cusp on the surface of the first upper incisor (inset, Fig. 1). This medial tine, although absent in *S. pacificus)* (inset, Fig. 2) is not restricted to *S. mirabilis,* as implied by

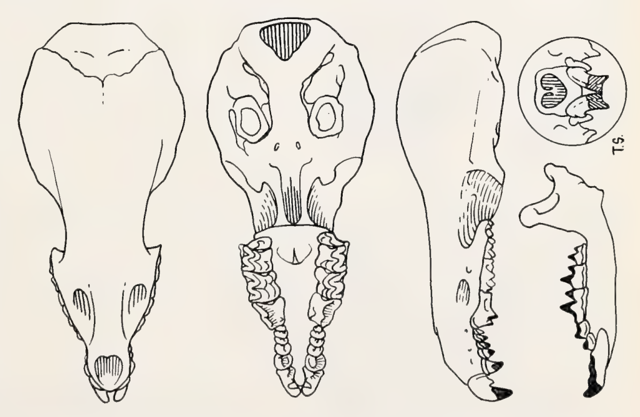


Fig. 1. Sorex mirabilis, Ussuri giant shrew, Sudzuzhin Preserve, Primorsk region, U.S.S.R. Moscow State Univ., No. 51254, ♀, X 4. Note medial tines or cusps on surface of upper incisors, as seen in frontal view (inset, lower right)

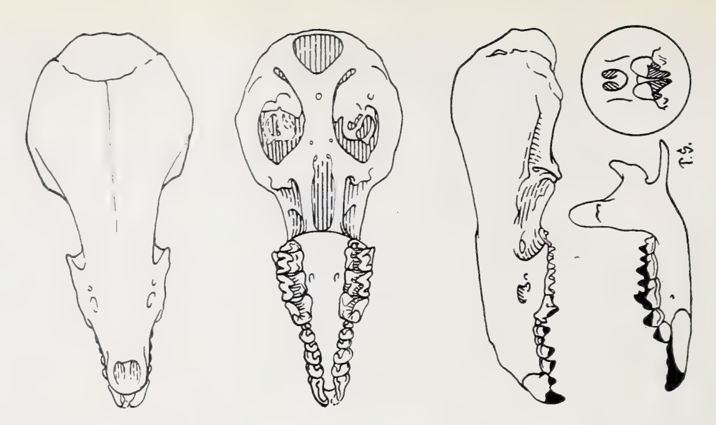


Fig. 2. Sorex pacificus, Pacific shrew, Crescent City, Del Norte County, California, U.S.A. Mus. Nat. Hist., Univ. Kansas, No. 14713, ♂, X 4. Note absence of medial tine on surface of upper incisors (inset, lower right)

Heptner and Dolgov. The tine attains significant development in the *vagrans-obscurus* group (Fig. 3) which Findley (1955) considered to be a Rassenkreis of overlapping subspecies one of whose end members, *S. v. vagrans,* was sympatric with, but did not intergrade with, the members of the other end *(S. v. pacificus, S. v. bairdi,* etc.) in the northwestern United States. This interpretation was based on what was thought to be evidence of interbreeding between *S. v. vagrans* and *S. v. obscurus* in the Rocky Mountains. However, in at least one area of presumed intergradation, western Montana, re-analysis of larger samples, supported by qualitative differences in medial tine structure, indicate that gene flow between the larger, montane populations *(S. obscurus* as defined by Jackson) and the smaller lowland populations *(S. vagrans)* in non-existent, or at most, slight (Hennings 1970).

Finally can *S. unguicalatus* and *S. obscurus* be considered conspecific, as Van den Brink and Skaren did? Siivonen (1965) pointed out that differences in the unicuspid teeth refutes this concept, and my comparison of specimens of the two taxa shows that there are also phenetic differences in pelage color, size, and tooth structure.

vagrans obscurus

Fig. 3a (left). Sorex vagrans, vagrant shrew, Hamilton, Ravalli County, Montana, U.S.A. Dartmouth College Mus., No. 158—45—3030. X 15 — *Fig. 3b (right). Sorex obscurus,* dusky shrew, Beartooth Plateau, Park County, Wyoming, U.S.A. Univ. Montana Zool. Mus., No. 7186. X 15. Note differing position of secondary tines on medial incisor surface in the two species. From Hennings, 1970

Thus, the species concepts of Kuzyakin, Findley, Van den Brink and Skaren which if logically combined, would make *Sorex vagrans* a Holarctic species, are shown to be invalid. Among the proposed component populations, *S. mirabilis* and *S. unguiculatus* are restricted to the Asian coast of the Pacific Ocean, while *S. pacificus* is restricted to the North American side. The relationships between *pacificus, obscurus,* and *vagrans* obviously require further study, but I believe that present evidence is on the side of their being distinct species.

Are other taxa of *Sorex* Holarctic?

Silvonen (1965) raises this question, and hints that some do. He goes on to suggest a major program to unravel the knotty questions of soricid taxonomy. As a

Table 1

Mean and range for selected skull and body measurements of *Sorex mirabilis* and *S. bendirii*

	Sorex mirabilis	*Sorex bendirii*			
		albiventris	*bendirii*	*palmeri*	
				Oregon	California
N	8	2—3	7	9	6
Condylobasal Length	23.04 (22.5—23.4)	21.20 (21.0—21.4)	22.23 (21.1—22.7)	22.79 (22.1—23.4)	21.70 (21.0—22.1)
Palatal Length	10.03 (9.6—10.3)	9.37 (9.3—9.4)	9.89 (9.5—10.1)	10.16 (9.9—10.7)	9.68 (9.3—9.9)
Maxillary Tooth Row	8.49 (8.2—8.6)	8.47 (8.4—8.6)	8.86 (8.2—9.2)	9.34 (9.1—9.6)	8.95 (8.6—9.2)
Maxillary Breadth	6.66 (6.4—7.0)	6.93 (6.8—7.1)	7.20 (6.9—7.5)	7.32 (7.0—7.6)	6.80 (6.7—6.9)
Mastoid Breadth	10.49 (10.1—10.8)	11.05 (11.0—11.1)	11.20 (10.5—11.9)	11.43 (10.8—11.9)	10.82 (10.6—11.2)
Cranial Height	6.06 (5.8—6.5)	6.83 (6.7—7.0)	7.03 (6.7—7.3)	7.26 (7.0—7.5)	6.62 (6.3—6.9)
Interorbital Breadth	4.71 (4.6—4.9)	4.2	4.37 (4.1—4.5)	4.34 (4.1—4.6)	4.27 (4.1—4.5)
Body Length	82.3 (73—91)	85.0 (81—91)	93.0 (85—100)	93.3 (88—97)	82.2 (75—85)
Tail Length	65.3 (64—68)	70.7 (62—79)	73.0 (65—82)	74.9 (67—82)	68.7 (61—73)
Hind Foot Length	16.6 (16—17.5)	19.3 (19—20)	19.9 (19—20)	20.7 (19—22)	20.3 (19—22)

preliminary contribution, I wish to suggest that the greatest similarities are not between *S. pacificus* and *S. mirabilis,* but rather between the latter and *Sorex bendirii.* Both are, in external measurements, the largest shrews in the genus. Both inhabit the forest floor and stream banks of mesic mixed coastal forests. Both are restricted to remnant stands of the old amphi-Beringian mesophytic forest whose connection across the Bering Strait area was severed in late Miocene (Wolfe and Leopold 1967). Morphologically, both have well-developed secondary tines on the first upper incisors. Cranial measurements and proportions are compared in Table 1 and Figs. 1 und 4. Principal phenetic differences are color, and occurrence of the post-mandibular canal. Although both are essentially unicolored, *S. mirabilis* is paler — Stroganov (op. cit.) describes it as near *hair brown* (Ridgeway 1912, Pl. XLVI). *Sorex bendirii* is, in contrast, much darker; also, most specimens lack a post-mandibular canal, whereas most specimens of *mirabilis* possess one (Table 2).

Table 2

Frequency of occurence of post-mandibular foramen in *Sorex mirabilis* and *S. bendirii*

	Present	Absent
Sorex mirabilis	12	2
Sorex b. bendirii	2	12
Sorex b. palmeri, Oregon	2	16
Sorex b. palmeri, California	2	10

Whether or not these phenetic similarities signify a distant phylogenetic relationship is totally uncertain at present. Certainly, each taxon is distinctive, and both have been placed in separate, monotypic subgenera. The lineage of the genus *Sorex* is known back to the late Oligocene in Europe and

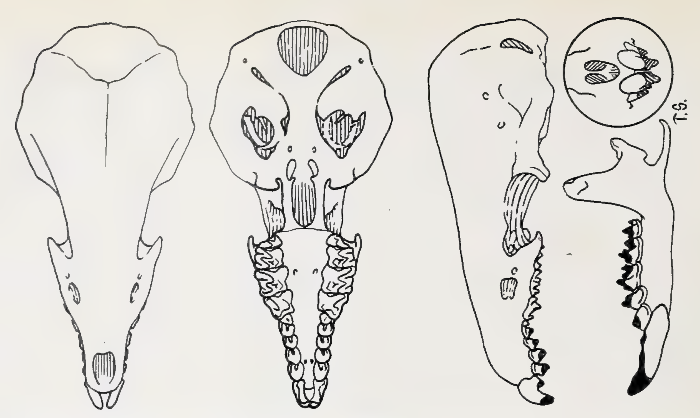


Fig. 4. Sorex bendirii, Pacific "water" shrew. Tillamook Co., Oregon, U.S.A. Mus. Vert. Zool., Univ. California, No. 81157, ♂, X 4. Note small medial tines on surface of upper incisors (inset, lower right)

early Miocene in North America. Consequently, it is conceivable that an ancestral shrew occupying the mesophytic coastal forest around the North Pacific Basin was divided by climatic deterioration in late Miocene-early Pliocene and eventually gave rise to two specialized relict species populations on opposite sides of the Pacific Ocean. On the other hand, the phenetic similarities noted could well be the result of convergent evolution adapting two separate lineages of shrews to similar ecological niches in the two regions.

A tentative classification of the shrews discussed above, based on the views of the authors cited, as well as my own interpretations, is as follows.

Group 1:

Sorex araneus Linnaeus, 1758
Sorex arcticus Kerr, 1792
Sorex asper Thomas, 1914
Sorex caucasicus Satunin, 1913
Sorex centralis Thomas, 1911
Sorex daphaenodon Thomas, 1907
Sorex raddei Satunin, 1895
Sorex roboratus Hollister, 1913
Sorex unguiculatus Dobson, 1890
Sorex vir G. Allen, 1914

Group 2:

Sorex caecutiens Laxmann, 1788

Group 3:

Sorex mirabilis Ognev, 1937

Group 4:

Sorex bendirii Merriam, 1884

Group 5:

Sorex pacificus Coues, 1877
Sorex obscurus Merriam, 1891
Sorex vagrans Baird, 1857

Group 6:

Sorex cinereus Kerr, 1792
Sorex lyelli Merriam, 1902
Sorex preblei Jackson, 1922
Sorex pribilofensis Merriam, 1895

Of the species listed, only *S. arcticus* and *S. cinereus* are at present regarded as Holarctic. Further study of the genus is clearly needed, and will undoubtedly result in changes in this tentative classification.

Acknowledgements

I wish to thank Drs. J. L. Patton and O. P. Pearson, Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley; Dr. V. G. Heptner and Cand. V. A. Dolgov, Zoological Museum, Moscow State University; and Drs. I. M. Gromov and A. A. Gureev, Zoological Institute, Academy of Sciences of the U. S. S. R., Leningrad, for permission to study specimens in their care. Mr. Darwen N. Hennings, Department of Zoology, University of Montana, Missoula, kindly allowed me to cite his unpublished thesis, and reproduce one of his figures; we had a number of useful conversations concerning *Sorex* systematics. Dr. E. R. Hall, Museum of Natural History, University of Kansas, Lawrence, made many helpful comments on an early draft of the manuscript. Examination of collections in the Soviet Union was made possible by an exchange fellowship and travel grant from the U. S. National Academy of Sciences.

Summary

The systematics of taxa of shrews *(Sorex)* that have been considered by one or another author to belong to Holarctic species is reviewed. Of twenty species tentatively recognized, only two, *S. arcticus* and *S. cinereus,* are regarded as Holarctic, and proposals that *S. caecutiens, S. pacificus,* and *S. unguiculatus* are Holarctic are rejected.

Zusammenfassung

Die Systematik der Taxa der Spitzmäuse *(Sorex),* die von verschiedenen Autoren als holarctische Arten angesehen werden, wurde nachgeprüft. Von 20 vorläufig bestimmten Arten können nur zwei, *S. arcticus* und *S. cinereus,* als holarctische Arten betrachtet werden. Der Vorschlag *S. caecutiens, S. pacificus* und *S. unguiculatus* seien holarctisch wird zurückgewiesen.

References

Bobrinskii, N. A., Kuznetsov, B. A., and Kuzyakin, A. P. (1944): Opredelitel' mlekopitayushchikh S. S. S. R. "Sovetskaya Nauka", Moscow. 440 pp.
— (1965): Revised edition, "Prosveshchenie", 382 pp.
Dolgov, V. A. (1966): Vidi Palearkticheskikh zemleroek roda *Sorex* i ikh individual'naya populyatsionnaya izmenchivost'. Dissert. Summ., Moscow St. Univ. 20 pp.
— (1967): Rasprostranenie i chislennost' Palearkticheshikh burozubok *(Insectivora, Soricidae).* Zool. Zhur. **46,** 1701—1712.
Ellerman, J. R., and Morrison-Scott, T. C. S. (1951): Checklist of Palearctic and Indian mammals 1758—1946. British Museum (Natural History). 810 pp.
Findley, J. S. (1955): Speciation of the wandering shrew. Univ. Kansas Publ., Mus. Nat. Hist. **9,** 1—68.
Flint, V. E., Chugunov, Yu D., and Smirin, V. M. (1965): Mlekopitayushchie SSSR. "Misl", Moscow. 437 pp.
Fredga, K. (1968): Chromosomes of the masked shrew (*Sorex caecutiens* Laxm.) Hereditas, **60,** 269—271.
Gromov, I. M., Gureev, A. A., Novikov, G. A., Sokolov, I. I., Strelkov, P. P., and Chapskii, K. K. (1963): Mlekopitayushchie fauni SSSR. 2 vol. Acad. Sci., Moscow—Leningrad. 1100 pp.
Halkka, O., Skaren, U., and Halkka, L. (1970): The karyotypes of *Sorex isodon* Turov and *S. minutissimus* Zimm. Ann. Acad. Sci. Fenn. A, IV Biol. **161,** 1—5.
Hennings, D. N. (1970): Systematics of the *Sorex vagrans-obscurus* complex, revisited. M. A. thesis, University of Montana, Missoula. 118 pp.
Heptner, V. G., and Dolgov, V. A. (1967): O sistematicheskom polozhenii *Sorex mirabilis* Ognev, 1937 *(Mammalia, Soricidae).* Zool. Zhur. **56,** 1419—1422.
Hoffmann, R. S., and Peterson, R. S. (1967): Systematics and zoogeography of *Sorex* in the Bering Strait area. Syst. Zool. **16,** 127—136.
Hoffmann, R. S., Wright, P. L., and Newby, F. E. (1969): The distribution of some mammals in Montana. I. Mammals other than bats. J. Mamm. **50,** 579—604.

MEYLAN, A. (1964): Le polymorphisme chromosomique de *Sorex araneus* L. (Mamm. — *Insectivora).* Rev. Suisse de Zool. **71,** 903—983.
— (1965): Repartition geographique des races chromosomiques de *Sorex araneus* L. en Europe (Mamm.-Insectivora). Rev. Suisse de Zool. **72,** 636—646.
— (1968): in Chromosome numbers of eutherian mammals. Mammal. Chrom. Newsl. **9,** 72,
RAUSCH, R. L. (1953): On the status of some arctic mammals. Arctic **6,** 91—140.
— (1963): A review of the distribution of Holarctic mammals. Tenth Pacific Sci. Congr., Pacific Basin Biogeogr. Symp. 29—43.
RIDGWAY, R. (1912): Color standards and color nomenclature. Washington, D. C. iv 43 pp.
SHVARTS, S. S. (1959): [Several biological peculiarities of the arctic shrew *(Sorex arctius* Kerr)]. In Materiali po faune Priobskovo Severai ee ispol' zovanii. Uralsk Fil., Acad. Sci., USSR, Tuimen'. (Original not seen; in Rausch, 1963).
SIIVONEN, L. (1965): *Sorex isodon* Turov (1924) and *S. unguiculatus* DOBSON (1890) as independent shrew species. Aquilo, Ser. Zool. **4,** 1—34.
SKAREN, U. (1964): Variation of two shrews, *Sorex unguiculatus* Dobson and *S. a. araneus* L. Annales Zoologici Fennici, **1** (2), 94—124.
SKAREN, U., and HALKKA, O. (1966): The karyotype of *Sorex ceacutiens* Laxmann. Hereditas, **54,** 376—378.
STROGANOV, S. YU. (1957): Zveri Sibiri: Nasekomoyadnie. Siberian Branch, Acad. Sci. USSR, Moscow. 267 pp.
VAN DEN BRINK, F. H. (1953): La musaraigne masquee, espece circum-boreale. Mammalia **17,** 96—125.
— (1967): A field guide to the mammals of Britain and Europe. Collins, London. 221 pp.
WOLFE, J. A., and LEOPOLD, E. B. (1967): Neogene and early Quaternary vegetation of northwestern North America and northeastern Asia. pp. 193—206 in The Bering Land Bridge, D. M. Hopkins, ed. Stanford Univ. Press, 495 pp.
YUDIN, B. S. (1962): Ekologiya burozubok (rod *Sorex*) Zapadnoi Sibiri. Trudi Biol. Inst., Sib., Otd., Akad. Nauk USSR, No. 8: 33—134.
YUDIN, B. S., and BARSOVA, L. I. (1967): Zemleroika kedrovikh lesov priteletskovo ochaga kleshchevovo entsefalita. Priroda ochagov kleshchev entsefalita na Altae. "Nauka", Novosibirsk, pp. 51—59.

Author's address: ROBERT S. HOFFMANN, Museum of Natural History, The University of Kansas, Lawrence, Kansas 66044, USA

Superfetation beim Virginia-Hirsch (*Odocoileus virginianus* Zimmermann 1780)?

Von WOLF BARTMANN

Aus dem Zoologischen Garten Duisburg
Direktor: Dr. W. Gewalt

Eingang des Ms. 1. 3. 1971

Es ist in der Zootierhaltung eine bekannte Tatsache, daß bereits trächtige Weibchen bei verschiedenen Tierarten bis unmittelbar vor dem Geburtstermin erneut oder gar öfters nachgedeckt werden können. Dabei kommt es in der Regel weder zu Störungen der Trächtigkeit, noch zu weiteren Befruchtungen, wenn dem neuerlichen Deckakt beim weiblichen Tier keine Ovulation vorausgeht oder folgt. Tritt aber tatsächlich Empfängnis bei einem schon tragenden Weibchen ein und entwickeln sich im Genitaltrakt gleichzeitig Eier von verschiedenen Ovulationszyklen, so bezeichnet man diese Form der Doppelträchtigkeit als *Superfetation.*

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 200—201

Mitteilungen über das Vorliegen dieses Phänomens betreffen in erster Linie den Feldhasen *(Lepus europaeus);* hier gelang Bloch et al. (1967) erstmals ein sicherer Nachweis, nachdem die gleichen Autoren diesen Fragenkomplex schon einmal in einer früheren Arbeit grundsätzlich dargestellt hatten (Bloch 1952; hier auch weitere Literatur).

Im gleichen Zusammenhang erscheint eine Beobachtung am Virginia-Hirsch *(Odocoileus virginianus)* interessant, die im Zoo Duisburg erfolgte. Hier wird seit Jahren ein Rudel dieser amerikanischen Hirsche in Stärke von 2,3 adulten Tieren gehalten, das regelmäßig züchtet. So setzte ein 1968 erworbenes, ca. zweijähriges Tier am 9. Juni 1969 ein Kalb und wiederum im gleichen Monat des darauffolgenden Jahres, am 27. Juni 1970, Zwillingskälber. Gänzlich unerwartet wurde bei *demselben* Muttertier bereits am 9. September 1970 — also nur 74 Tage nach der vorausgegangenen Zwillingsgeburt — erneut die Geburt eines Kalbes registriert. Es ist absolut sicher, daß es sich hierbei um das gleiche Tier handelt; eine Verwechslung scheidet völlig aus. Unser Muttertier muß demnach gleichzeitig Foeten verschiedener embryonaler Entwicklungsstufen getragen haben, wenn man für den Virginia-Hirsch eine normale Tragzeit von 196 bis 210 Tagen zugrunde legt. So haben sich im vorliegenden Falle offenbar zwei Tragzeiten überschnitten.

Die Hauptbrunft unserer Virginia-Hirsche fällt in den Monat November. In dieser Zeit wurde besagtes Tier gedeckt, was zur Trächtigkeit und dem Setzen der Zwillingskälber führte. Durch die ständige Anwesenheit des männlichen Hirsches auch über die Brunftzeit hinaus war ein nochmaliger Besprung durchaus möglich, auch wenn dies nicht eindeutig beobachtet werden konnte. Im Falle eines tatsächlich erfolgten Nachbelegens mit Befruchtung von Eiern eines neuen Ovarialzyklus konnte eine Doppelträchtigkeit resultieren, die einer echten Superfetation entsprechen würde. Alle drei Kälbchen der beiden aufeinanderfolgenden Geburten waren normal entwickelt, voll ausgetragen und lebensfähig.

Die Bestätigung des Vorliegens einer wirklichen Superfetation auch durch histologische Kontrolle der Ovarien (Nachweis und Identifizierung von Corpora lutea verschiedener Generationen) mußte bei dem gesunden Zuchttier aus verständlichen Gründen unterbleiben. Es ist daher bei kritischer Betrachtungsweise nicht ganz auszuschließen, daß im vorliegenden Falle ein Keim der ersten Keimgeneration durch verspätete Nidation, verzögerte oder zeitweise unterbrochene Entwicklung sowie sonstige Ursachen lediglich eine Superfetation vortäuscht.

Der hier geschilderte Fall erschien aber dennoch mitteilenswert, um gegebenenfalls zu weiteren Beobachtungen dieser Verhältnisse bei Cerviden anzuregen.

Literatur

Bloch, S. (1952): Schweiz. med. Wschr. **82**, 632. — Bloch, S., et al. (1967): Z. Jagdwiss. **13**, 49.

Anschrift des Verfassers: Dr. Wolf Bartmann, 41 Duisburg, Mülheimer Straße 273, Zoo

Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen der Nasenhöhle und des Riechepithels einiger Fledermausarten[1]

Von Anton Kolb

Eingang des Ms. 2. 3. 1971

Einleitung

Das gut entwickelte Geruchsvermögen einheimischer Fledermäuse, das bei der Nahrungssuche, bei der Nahrungsauswahl und beim Erkennen der Jungen deutlich wird, die interessanten Untersuchungen über die Riechepithelien bei verschiedenen Säugern sowie einige bei einer früheren Arbeit (Kolb und Pisker, 1964) aus technischen Gründen nicht lösbare Probleme waren der Anlaß, auch bei weiteren Fledermausarten die anatomischen Verhältnisse der Nasenregion und das Riechepithel zu untersuchen. Nach jahrelangen vergeblichen Bemühungen ist es endlich gelungen, auch elektronenmikroskopische Bilder der Riechschleimhaut zu erhalten, mit deren Hilfe die schon lange beabsichtigte Klärung der cytologischen Struktur ermöglicht wurde.

Material und Methode

Mit dem Lichtmikroskop wurden vier Arten untersucht: *Rhinolophus ferrum equinum* (Schreb.), *Rhinolophus hipposideros* (Bechst.), *Pipistrellus pipistrellus* (Schreb.) und *Barbastella barbastellus* (Schreb.); mit dem Elektronenmikroskop *Myotis myotis* (Borkh.).

Nach der Tötung eines Tieres wurde der Unterkiefer wegpräpariert, physiologische Kochsalzlösung durch die Nasenhöhle gesaugt und das Objekt anschließend in ein Gefäß mit zweiprozentiger Trypanblaulösung gelegt, die 0,5 % Kochsalzlösung enthielt, und so supravital gefärbt. Mit einer Wasserstrahlpumpe wurde ein Unterdruck im Gefäß erzeugt. Nach einer Färbezeit von etwa 30 Minuten wurde das Objekt mit Susa fixiert, entkalkt, anschließend die Alkoholreihe hochgeführt, in Paraffin eingebettet und Serienschnitte von der Dicke 6—10 μ angefertigt.

Zur Herstellung elektronenmikroskopischer Präparate wurde der *olfaktorische Bereich* der Nase eines frischgetöteten Tieres freigelegt, in Glutaraldehyd überführt und unter dem Binokular ein Stück der Schleimhaut an der Nasenscheidewand und ein Stück einer Nasenmuschel herauspräpariert. Die Nachfixierung erfolgte mit Osmiumsäure. Eingebettet wurden die Objekte in Durcupan ACM. Die Ultradünnschnitte wurden mit Uranylacetat und Bleicitrat nach Reynolds kontrastiert. Die Aufnahmen erfolgten mit einem Siemens ELMISKOP bei 60 KV.

Anatomie der Nasenhöhle[2]

Die Nasenhöhle nimmt nach Grosser (1902) bei den Gymnorhinen etwa die Hälfte der Schädellänge ein. Bei den Phyllorhinen ist der vordere und hintere Nasenraum stark reduziert, während der obere der geräumigste ist. An Nasenmuscheln treten nur Hauptmuscheln auf, Nebenmuscheln fehlen vollkommen. Zwei Frontalschnitte sollen die Verhältnisse illustrieren.

[1] Mit freundlicher Unterstützung der Fa. Prof. Dr. Pfleger, Bamberg.

[2] Für die Anfertigung von Zeichnungen und Fotografien habe ich meinem technischen Angestellten, Herrn R. Hanke, zu danken.

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 202—213

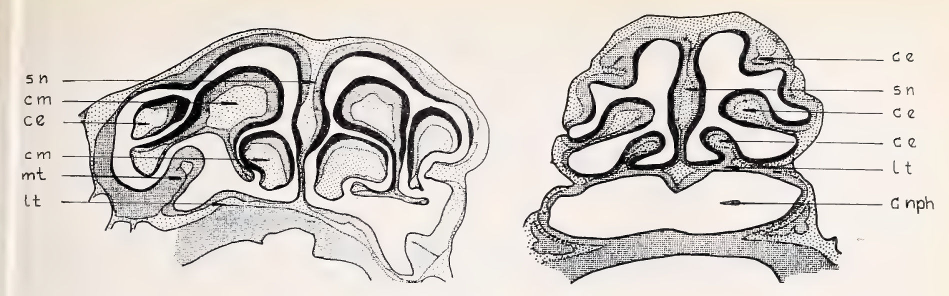


Abb. 1 (links). Frontalschnitt durch die Nasenhöhle von *Myotis myotis.* sn = Septum nasi, cm = Conchae mediales, ce = Conchae ethmoidales lateralis, mt = Maxilloturbinale, lt = Lamina terminalis (Vergr. ca. 7 × — *Abb. 2 (rechts).* Frontalschnitt durch die Nasenhöhle von *Rhinolophus fer. equ.* ce = Conchae ethmoidales lateralis, sn = Septum nasi, lt = Lamina terminalis, cnph = Cavum nasopharyngeum (Vergr. ca. 7 ×)

Auch im Bau der Nasen-Muscheln treten deutliche Unterschiede auf. Während bei den Gymnorhinen (Vertreter, *Myotis myotis* Abb. 1) die Nasenhöhle von zarten, gewundenen Muscheln weitgehendst ausgefüllt ist, sind bei den Rhinolophiden (Vertreter, *Rhinolophus ferrum equinum,* Abb. 2) nur drei Muscheln stärker entwickelt. Doch selbst diese sind verhältnismäßig kurz und plump, weisen verdickte Enden auf und füllen die Nasenhöhlen nur zum Teil aus. Ähnliche anatomische Verhältnisse, nämlich dicke, plumpe Muscheln treffen wir auch bei *Plecotus auritus* an, weniger auffällig bei *Barbastella barbastellus.*

Bau der Schleimhaut und des Epithels

Die Nasenschleimhaut weist in der Lamina propria neben Bindegewebe, Nervenfasern und Gefäßen auch zahlreiche BOWMANsche Drüsen auf. Diese sind bei den untersuchten Arten stark ausgebildet und erstrecken sich mitunter weit in das Epithel hinein. Ihre zahlreichen Ausfuhrgänge, die mitunter nur einen Abstand von 10 μ haben, führen durch das Epithel (Abb. 3) und münden auf dessen Oberfläche. Der Durchmesser (2 bis 3 μ) der fast geradlinig verlaufenden Ausfuhrgänge ändert sich kaum. Lediglich an der Mündung, wo sich die Schlußleiste schwach trichterförmig einsenkt, erfahren die Ausfuhrgänge eine geringfügige Verjüngung.

Das Riechepithel bildet den Abschluß der Schleimhaut. Seine Dicke schwankt zwischen 25 bis 80 μ. Neben Stütz- und Basalzellen enthält das Epithel auch Riechzellen. Diese sind jedoch nicht gleichmäßig im Epithel verteilt. Vielmehr zeigt sich eine starke Ansammlung derselben an den Stellen, die von der durchströmenden Luft stärker bespült werden, was insbesondere für Engstellen zwischen den Muscheln und dem Septum nasi, sowie für verschiedene Stellen zwischen den einzelnen Muscheln zutrifft. Entsprechend der wechselnden Konzentration der Riechzellen schwankt auch die Dicke des Epithels.

Bei der speziellen Betrachtung der einzelnen Arten können die beiden Vertreter der Phyl-

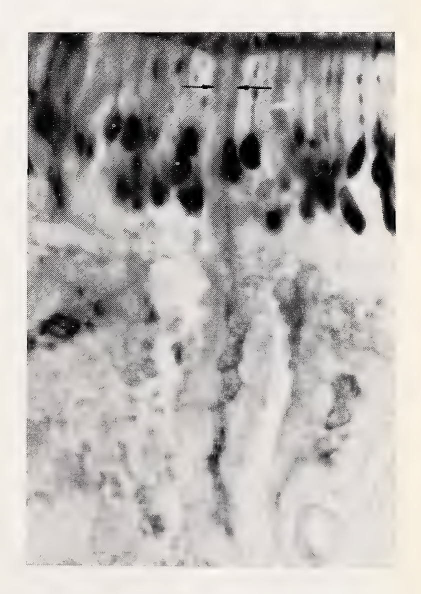


Abb. 3. BOWMAN'sche Drüsen mit Ausfuhrgang von *Nyctalus noctula)* Vergröß. ca. 525 ×)

lorhinen, *Rhinolophus ferrum equinum* und *Rhinolophus hipposideros*, zusammengefaßt werden, da sie weitgehendst übereinstimmen. Bei ihnen (Abb. 2) finden sich stärkere Ansammlungen von Riechzellen zu beiden Seiten am Septum nasi, insbesondere im mittleren und oberen Bereich desselben, am Dach der Nasenhöhle sowie am lateralen und distalen Bereich der Ethmoidalia und der Maxilloturbinalia. Sie fehlen oder sind nur sporadisch vorhanden im basalen und basolateralen Bereich der Nasenhöhle sowie an den distalen Enden der Fortsätze der Maxilloturbinalia im Pharyngialraum.

Die beiden Vertreter der Gymnorhinen, *Pipistrellus pipistrellus* und *Barbastella barbastellus*, können ebenfalls zusammen betrachtet werden. Auch bei ihnen zeigt sich eine starke Anhäufung von Riechzellen (Abb. 1) am Septum nasi, insbesondere in dessen mittlerem und oberem Bereich und am Dach der Nasenhöhle, besonders in den Abschnitten, wo das schwach entwickelte Nasoturbinale wenigstens noch als Wulst in Erscheinung tritt. Starke Ansammlungen treffen wir vor allem an den dorsal gerichteten Partien der drei Ethmoidalia an. Auch das Maxilloturbinale weist, wie der laterale Bereich der Nasenhöhle, an verschiedenen Abschnitten derartige Ansammlungen von Riechzellen auf. An der Basis der Nasenhöhle, an verschiedenen Stellen der seitlichen Wandung und zumeist an allen zum Boden der Nasenhöhle gerichteten Muschelabschnitten sind Riechzellen nur sporadisch vorhanden oder fehlen vollkommen.

Größe und Zahl der Riechzellen

Der Durchmesser der Riechzellen beträgt bei den meisten Arten (Abb. 4) etwas über 4 μ, nur bei Plecotus auritus liegt dieser bei etwa 6 μ. Die Länge der Riechzellen schwankt erheblich und bewegt sich zwischen 6 und 12 μ.

Setzt man den Durchmesser der Riechzellen (Abb. 5) mit der Zahl der Riechzellen pro Flächeneinheit in Beziehung, so zeigt sich, daß die Mopsfledermaus *(Barbastella*

Fledermausart	Riechzellen ⌀ in μ	Riechzellenzahl pro 1000 μ^2	Riechepithelfläche in mm^2	Gesamtriechzellenzahl in Mill.
Kleine Hufeisennase Rhinolophus hipposideros	4,4	19,8	27,319	0,541
Große Hufeisennase Rhinolophus ferrum equin.	4,54	27,4	71,66	1,963
Mopsfledermaus Barbastella barbastellus	4,28	11,4		
Langohrfلederm. Plecotus auritus	6,28	30,9	35,07	1,083
Mausohr Myotis myotis	3,9	31,6	188,29	5,949
Abendsegler Nyctalus noctula	4,05	30,4	176,33	5,37

Abb. 4. Meßwerte von Riechzellen und Riechflächen

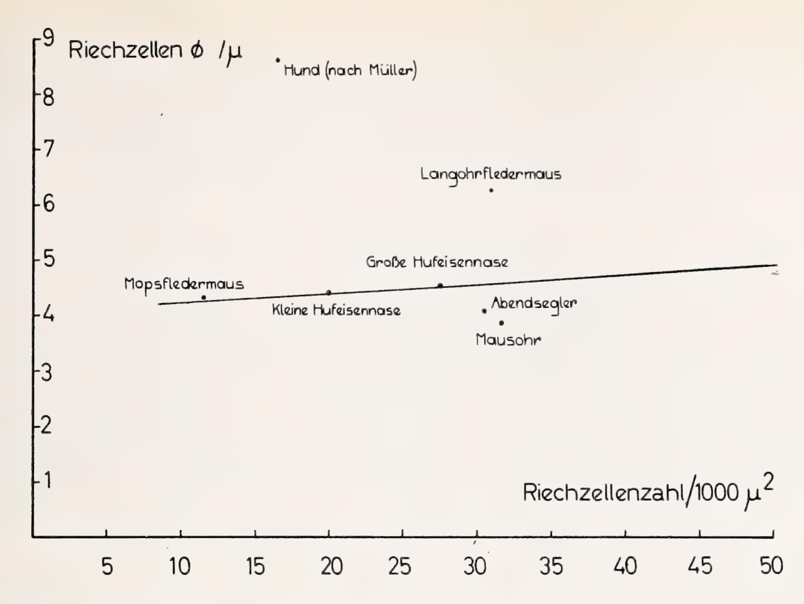


Abb. 5. Diagramm der Anzahl von Riechzellen pro Flächeneinheit und deren Größe

barbastellus) die geringste Zahl von Riechzellen (etwa 13 auf 1000 μ^2) aufweist. Danach folgt die Kleine Hufeisennase *(Rhinolophus hipposideros)* mit etwa 21/1000 μ^2, die Große Hufeisennase *(Rhin. ferrum equinum)* mit 28/1000 μ^2, während der Abendsegler *(Nyctalus noctula)*, das Langohr *(Plecotus auritus)* und das Mausohr *(Myotis myotis)* die höchste Zahl von Riechzellen (30 bzw. 32/1000 μ^2) aufweisen. Der Hund, als der bekannteste Makrosmat, hat nach Müller (1955) fast 9 μ große Riechzellen und trotzdem nicht die geringste Zahl pro Flächeneinheit.

Auf einem weiteren Diagramm (Abb. 6) wurde die Gesamtzahl der Riechzellen und die Gesamtriechfläche aufgetragen. Die Berechnung der Riechfläche erfolgte nach Müller (1965). Verbindet man die einzelnen Werte, so kommt beinahe eine Gerade zu-

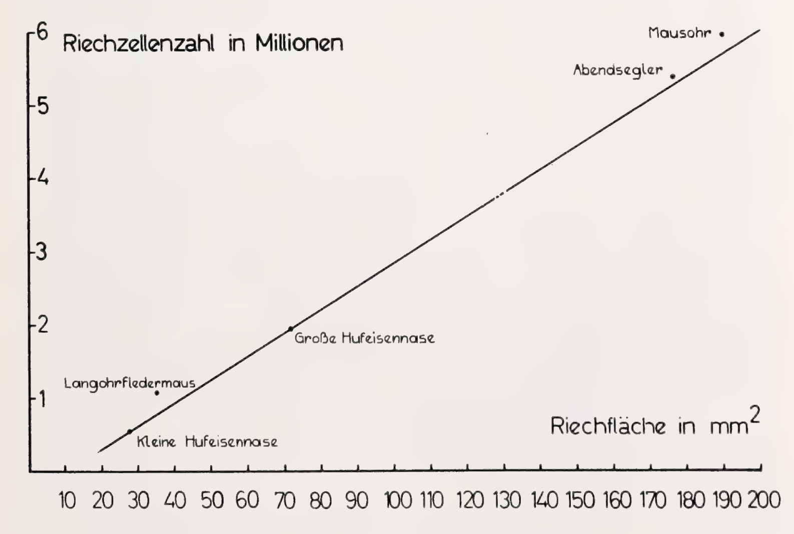


Abb. 6. Diagramm der Gesamtriechflächen und der Gesamtzahl der Riechzellen

Hande, die von *Rhinolophus hipposideros* mit der geringsten Zahl von Zellen (etwa eine halbe Million) und zugleich der kleinsten Riechfläche (etwa 28 mm²) über *Plecotus auritus* mit etwa 1,1 Millionen Riechzellen und 35 mm² Riechfläche über *Rhinolophus ferrum equinum* mit etwa 2 Millionen Riechzellen und 70 mm² Riechfläche zu *Nyctalus noctula* und *Myotis myotis* aufsteigt, mit 5,4 bzw. 6 Mill. Riechzellen und einer Riechfläche von 178 bzw. 190 mm² Riechfläche.

Form der Riechzellen

Die Riechzellen sind primäre Sinneszellen mit einem zentripetalen Fortsatz zum Nervensystem und einem peripheren Fortsatz zur Oberfläche des Epithels. Ihre Gestalt ist bei diesen Objekten weitgehendst von der Lage im Epithel abhängig. Liegen die Riechzellen in der oberen Region des Epithels, so ist der periphere Fortsatz breit (Abb. 7, durch einen Riß im Schnitt wurde eine solche Zelle zufällig freigelegt), liegen sie tief, so ist der periphere Fortsatz dünn und fadenförmig. Von breit bis fadenförmig gibt es jedoch alle Übergänge. Der zentripetale Fortsatz dagegen ist in jeder Situation gleichbleibend dünn, fadenförmig und stellt unter mehr oder weniger stark geschlängeltem Verlauf die Verbindung zum Zentral-Nervensystem her. Das Plasma ist hauptsächlich um den rundlich bis länglich ovalen Kern konzentriert. Die Riechzellen mit breitem peripheren Fortsatz finden sich vorwiegend in den Bereichen mit wenig Zellen, jedoch auch da selten. In den übrigen Bereichen liegen diese Zellen meist tiefer im Epithel und ihr Fortsatz ist dünn. Er ist um so länger, je höher das Epithel ist und je tiefer die Zelle in demselben liegt. Fast überall finden sich die von Müller (1955) erstmals beim Hund entdeckten Verdickungen oder Knötchen (Abb. 8) in diesen Fortsätzen, die von Seifert (1970) jedoch nicht erwähnt wurden. Diese sind artmäßig, lokal und individuell in unterschiedlicher Zahl, Größe und Gestalt vorhanden. Neuhaus (1955) stellte deshalb beim Hund 16 verschiedene Typen von Riechzellen auf. Von Kolb und Pisker (1965) konnten diese Knötchen bereits bei anderen Fledermausarten nachgewiesen werden. Ihre Zahl steht offenbar im direkten Verhältnis zur

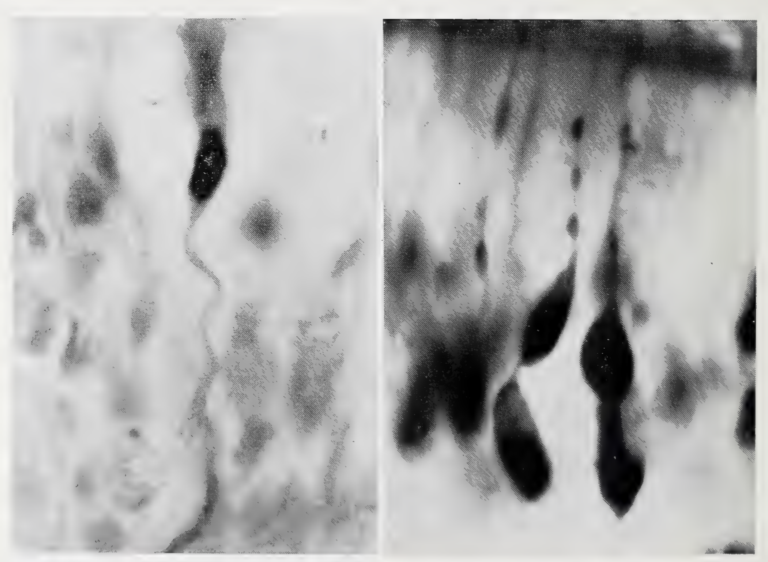


Abb. 7 (links). Einzelne Riechzelle von *Myotis myotis* mit breitem peripheren und dünnem zentralen Fortsatz. Vergr. ca. 1350 × — *Abb. 8 (rechts).* Riechzellen mit mehreren Knötchen im peripheren Fortsatz von *Nyctalus noctula* (Vergr. ca. 1350 ×)

Länge des Fortsatzes und schwankt zwischen 1 und 9. Ihre Größe und Gestalt variiert und ist an keine bestimmte Reihenfolge gebunden. Bereits im Lichtmikroskop erscheinen diese Knötchen nicht einheitlich, sondern weisen Strukturen auf, die jedoch erst im elektronenmikroskopischen Teil dieser Abhandlung ihre Erklärung finden. Der periphere Fortsatz steigt meist aus der Tiefe des Epithels mit leichten Windungen zur Oberfläche auf, durchbricht die Schlußleiste und endet unter Bildung eines Endköpfchens, das Zilien trägt.

Die Stützzellen liegen zwischen den Sinneszellen. Sie erstrecken sich von der Basis des Epithels bis zur Oberfläche und trennen sowohl die Sinneszellen wie auch deren Fortsätze voneinander. Ihre überwiegend rundlichen Kerne liegen jedoch nicht immer über denen der Sinneszellen, wie dies SEIFERT angibt, sondern kommen hier je nach Lage der Sinneszellen bald über, bald unter der Riechzellkernschicht (Abb. 7) oder auch in gleicher Höhe mit ihr zu liegen, insbesondere wenn die Zahl der Riechzellen gering ist. An der Oberfläche des Epithels bilden die Stützzellen einen Wimpersaum.

Die Basalzellen liegen der teilweise sichtbaren und mitunter recht wellig verlaufenden Basalmembran auf. Die etwas kleineren Zellen haben rundliche Kerne. Eine weitere Differenzierung ist im Lichtmikroskop mit Sicherheit nicht festzustellen.

Elektronenmikroskopische Befunde[3]

Ausgewählte Längsschnitte lassen die im Lichtmikroskop nicht klar erkennbaren Verhältnisse im oberen Bereich des Epithels eindeutig ansprechen. Viele periphere Fortsätze der Sinneszellen (Abb. 9) sind angeschnitten. Einige davon sind in der Gesamtlänge getroffen und zeigen sowohl die in Frage stehenden Knötchen wie auch den Durchtritt der Fortsätze durch die Schlußleiste, das Halsstück und die Riechköpfe mit den abgehenden Zilien.

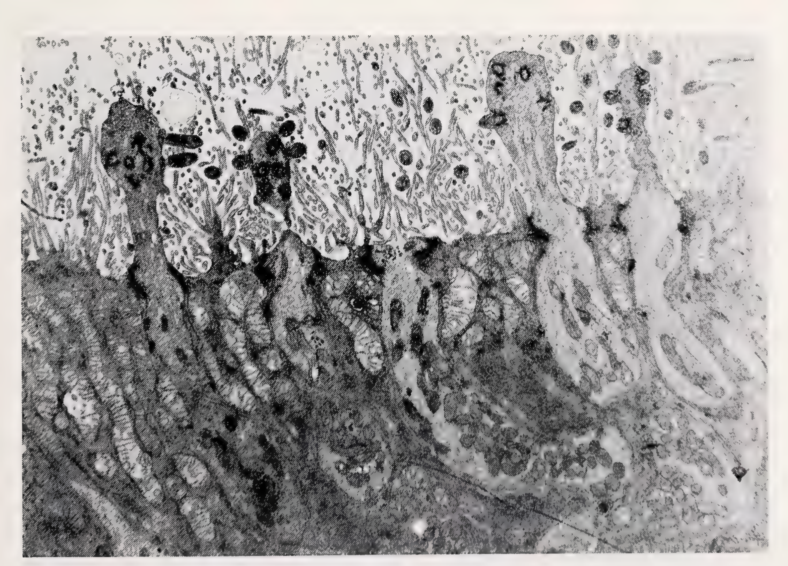


Abb. 9. Elektronenmikr. Abb. des Riechepithels von *Myotis myotis* mit mehreren Riechköpfen im Längsschnitt (Vergr. ca. 9000×)

[3] Herrn Dr. BAUER, Pathologisches Institut der Universität Erlangen, möchte ich auch an dieser Stelle für die Herstellung der elektronenmikroskopischen Bilder und für spezielle Hinweise herzlich danken.

Der obere kernfreie Teil des Riechepithels wird z. T. von Stützzellen, z. T. von den peripheren Fortsätzen der Sinneszellen bzw. deren Verbreiterungen, den Knötchen, erfüllt. In den Stützzellen finden sich zahlreiche Mitochondrien mit unterschiedlichen Dimensionen (Abb. 9). Sie füllen den terminalen Bereich dieser Zellen größtenteils aus und stehen mehr oder weniger senkrecht zur Terminalplatte. Die Mitochondrien zeigen alle den Crista-Typ mit den von der Seite vorspringenden Doppellamellen. Die Oberfläche der Stützzellen trägt die im Lichtmikroskop als Wimpersaum bezeichneten fingerförmigen Fortsätze, die Mikrovilli. Diese entspringen entweder büschelförmig von einer Erhebung der Oberflächenmembran oder stellen verzweigte bzw. unverzweigte Fortsätze der glatten Membran dar. Sie erstrecken sich etwa 3,5 μ in das Lumen der Nasenhöhle hinein und überragen die Riechköpfe erheblich.

Die peripheren Fortsätze der Sinneszellen fallen ihrer unterschiedlichen Breite wegen (Abb. 9) sofort ins Auge. Im Bereich des Epithels, an knotenfreien Stellen, beträgt ihr Durchmesser etwa 0,44 μ; er verjüngt sich nur wenig (0,38 μ) im Bereich des Riechsaumes. Dagegen erhöht sich deren Durchmesser in den Knoten auf das etwa Dreifache. Auffällig ist auch die ringwulstartige Verbreiterung der Fortsätze beim Durchtritt durch die Schlußleiste. Der anschließende nur wenig verengte Hals ist etwa 1,3 μ lang, und weist längsverlaufende Tubuli auf. In Abb. 10 ist eine sehr hoch liegende Zelle mit gelapptem Kern und der anschließende Fortsatz in der ganzen Länge mit dem Riechköpfchen zu sehen. Der periphere Fortsatz setzt mit geringer Verbreitung am Perikaryon an, wobei sich das elektronentransparente Plasma desselben etwas in den Fortsatz hineinerstreckt. Das einzige Knötchen des Fortsatzes unmittelbar unter der Terminalplatte läßt seinen Inhalt gut erkennen. Er besteht aus zahlreichen Mitochondrien, deren Vorkommen in allen peripheren Fortsätzen fast ausschließlich auf diese Knötchen beschränkt ist. In den schmalen Bereichen der Fortsätze sind diese Mitochondrien nur sporadisch anzutreffen. Außerhalb des Epithels, im Hals und im Kopf, fehlen sie jedoch vollkommen. Neben langgestreckten Formen, die in die Richtung des Fortsatzes weisen, finden sich auch rundliche. Die Mitochondrien der Riechzellen sind jedoch nicht nur bedeutend kleiner als die der Stützzellen, sondern weisen auch eine andere Struktur auf. Während bei den Mitochondrien der Stützzellen die Cristae senkrecht zur

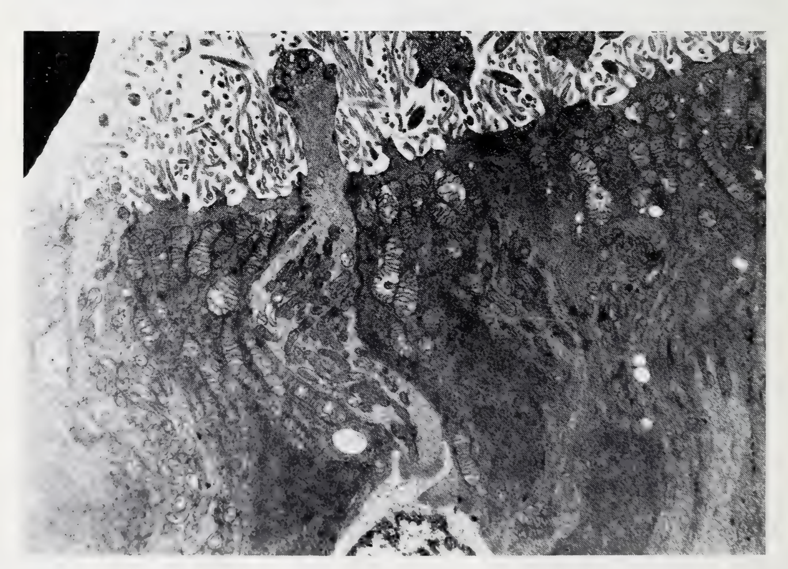


Abb. 10. Elektronenmikr. Abb. einer Riechzelle mit Knötchen im peripheren Fortsatz von *Myotis myotis* (Vergr. ca. 9000×)

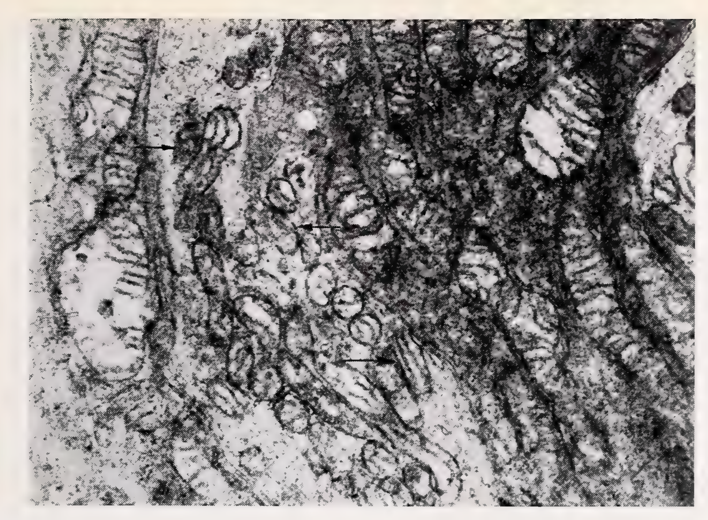


Abb. 11. Mitochondrien mit längsverlaufenden Cristae v. *Myotis myotis* (Aus Abb. 10) (Vergr. ca. 23100×)

Längsachse in die Matrix vorspringen, zeigen die der Riechzellen lange, parallel gelagerte und in Richtung der Längsachse verlaufende Cristae. Doch ist die Zahl dieser Cristae die ebenfalls aus Doppellamellen bestehen, wegen der geringen Dimension der Mitochondrien nicht groß, und beträgt maximal drei (Abb. 11). Bei den rundlichen Formen kann natürlich von einem Längs- oder Querverlauf der Cristae nicht gesprochen werden.

Die Riechköpfe sind längsoval, haben einen Durchmesser von knapp 1 μ und eine Länge von etwa 1,4 μ. In den Präparaten sehen wir die Riechköpfe, bedingt durch die beachtliche Länge des Halsstückes (1,3 μ), weit über das Epithel (2,7 μ) hinausragen. Zahlreiche Neurotubili setzen sich durch den Kopf bis zu den Basalkörpern hin fort. Hauptsächlich im apikalen Bereich des Kopfes finden sich auch zahlreiche Bläschen.

An den senkrecht zur Oberfläche geführten Schnitten (Abb. 9) wird deutlich, daß die Zilien nur aus der seitlichen Wandung der Köpfe entspringen. Sie verlaufen anfangs mehr oder weniger parallel zur Epitheloberfläche, steigen jedoch mit ihren verjüngten Endstücken etwas auf. Zahlreiche Querschnitte durch deren distale Abschnitte zeigen, daß die Enden der Zilien in gleicher Höhe liegen wie die Mikrovilli bzw. über sie hinausragen. Die Zahl der Zilien ist zwar an Hand der Schnitte nicht ganz eindeutig festzustellen, dürfte jedoch 7 bis 9 betragen. Ihr Basalkörper erscheint im Querschnitt als dunkler Ring (Abb. 12) mit einem Durchmesser von etwa 0,2 μ. Am Längsschnitt einer Zilie (Abb. 12) lassen sich sowohl die zentralen wie die peripheren Tubuli erkennen, woraus hervorgeht, daß ihre Struktur mit der bei anderen Säugern beschriebenen übereinstimmt.

Diskussion

Bei der Betrachtung des anatomischen Baues der Nasenhöhle der hier und vor einigen Jahren (Kolb und Pisker, 1964) untersuchten Fledermausarten ergibt sich ein markanter Unterschied zwischen dem der Gymnorhinen und dem der Phyllorhinen. Besonders auffällig ist, daß die an sich zu den Gymnorhinen zählenden Arten, *Barbastella barbastellus* und *Plecutus auritus,* in bezug auf den Bau ihrer Muscheln den Phyllorhinen näher stehen als den Gymnorhinen. Der Unterschied besteht hauptsächlich darin, daß bei den Gymnorhinen die Nasenmuscheln zart und mehrfach gewunden, bei den Phyl-

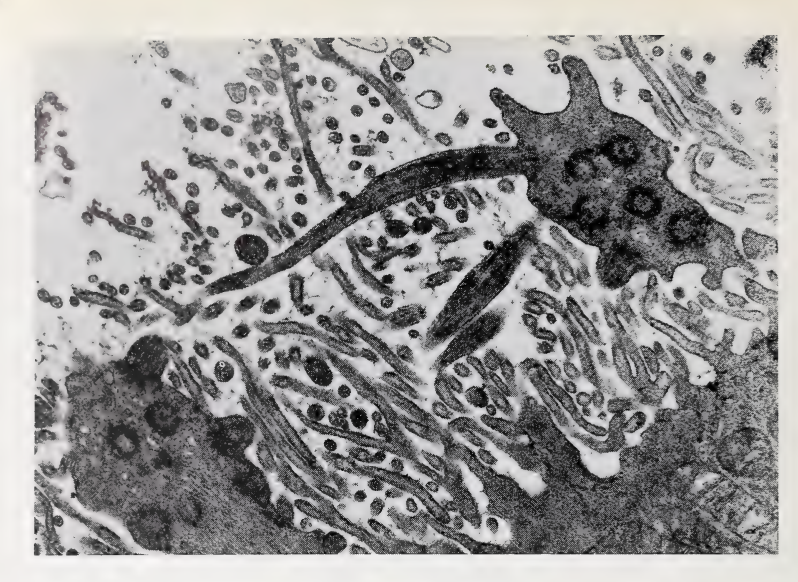


Abb. 12. Elektronenmikr. Abb. Längsschnitt durch Riechkopf mit Zilie von *Myotis myotis* (Vergr. ca. 22 500×)

lorhinen dagegen kurz und plump sind. Dies fiel schon Grosser (1902) bei einigen Vertretern beider Gruppen auf, wofür er jedoch seinerzeit keine Erklärung geben konnte. Heute wissen wir, daß die Phyllorhinen ihre Ultraschallaute durch die Nase ausstoßen, die Gymnorhinen dagegen durch das Maul. Die beiden genannten Arten, *Barbastella barbastellus* und *Plecotus auritus,* vermögen dagegen die Ultraschallaute entweder durch die Nase oder durch das Maul (Kolb, 1965) auszustoßen. Da der Bau ihrer Nasenhöhle bzw. Nasenmuscheln mit dem der Phyllorhinen weitgehendst übereinstimmt, zeigt dies, daß für die Aussendung der Ultraschallaute eine etwas freie Nasenhöhle notwendig ist und somit eine Korrelation zwischen dem Bau der Nasenhöhle und der Art und Weise der Aussendung der Ultraschallaute, also der Funktion, besteht.

Ähnliche Beziehungen treffen wir bei der Verteilung der Riechzellen im Epithel an. Sowohl bei den Gymnorhinen wie bei den Phyllorhinen haben wir die größten Ansammlungen der Riechzellen an den Stellen des Epithels, die von der durchströmenden Luft am stärksten bespült werden. Da der Riechvorgang durch eine intensive Kontaktnahme zwischen den in der durchströmenden Luft enthaltenen Duftstoffen und den Riechzellen offensichtlich begünstigt wird, haben wir hier ein weiteres Beispiel der Korrelation zwischen Bau und Funktion.

Vergleicht man bei mehreren Arten (Abb. 5) die Größe der Riechzellen mit deren Zahl pro Flächeneinheit, so fällt auf, daß mit der Zunahme der Zahl diese Zellen nicht kleiner werden. So hat z. B. *Plecotus auritus* sowohl die größten Riechzellen als auch gemeinsam mit zwei anderen Arten die größte Zahl dieser Zellen pro Flächeneinheit.

Bei der Betrachtung der Gesamtzahl der Riechzellen und der Gesamtriechfläche ergibt sich dagegen ein proportionales Verhältnis. Je größer die Gesamtriechfläche, desto größer ist auch die Gesamtzahl der Riechzellen.

Zieht man jedoch die Riechleistung zum Vergleich mit heran, wobei vorausgeschickt werden muß, daß *Plecotus auritus* die höchsten Riechleistungen unter den Versuchstieren (Kolb, 1961 und weitere Untersuchungen) aufweist, so zeigt sich, daß die Riechleistung nicht von der Gesamtgröße der Riechfläche und nicht von der Gesamtzahl der Riechzellen abhängt, sondern von der Zahl der Riechzellen pro Flächeneinheit. Dar-

über hinaus spielt auch die Größe der Riechzellen eine erhebliche Rolle. Obwohl *Plecotus auritus* mit *Myotis myotis* in der Zahl der Riechzellen pro Flächeneinheit übereinstimmt, liegen die Riechleistungen der ersteren dennoch höher, was nur auf die erheblich größeren Riechzellen zurückzuführen sein dürfte. Die Verhältnisse beim Hund (Abb. 5) bestätigen diesen Befund, da er 1½- bis 2mal so große Riechzellen besitzt wie die untersuchten Fledermausarten, verhältnismäßig wenig Riechzellen pro Flächeneinheit aufweist und trotzdem eine sowohl allgemein bekannte wie auch genau untersuchte (NEUHAUS, 1953), ausgezeichnete Riechleistung besitzt. Somit kann die allgemeine Feststellung getroffen werden: „Für die Riechleistung ist nicht die Gesamtzahl der Riechzellen und nicht die Größe der Gesamtriechfläche ausschlaggebend, sondern die Größe der einzelnen Riechzellen und deren Zahl pro Flächeneinheit.“ Diese Feststellung dürfte wahrscheinlich über die Mikrochiropteren hinaus wenigstens für die Säuger Gültigkeit haben.

Von besonderem Interesse sind die Mitochondrien in den Knötchen der peripheren Fortsätze der Riechzellen. Ihre Verteilung dürfte ein Hinweis darauf sein, daß sie bei der Reizleitung eine wichtige Rolle spielen. Unter dieser Voraussetzung erlauben die verschieden langen Fortsätze mit der entsprechenden Zahl von Knötchen eine große Konzentration von Riechzellen, mitunter in mehreren Schichten, ohne daß hierbei die Leistung tiefer liegender Zellen beeinträchtigt wird. Die Mitochondrien in den Knötchen sind bedeutend kleiner als die der übrigen Zellen des Epithels und weisen im Gegensatz zu diesen Cristae auf, die in Längsrichtung verlaufen. Von SAITO und OGAWA (1968) wurden Mitochondrien mit längstverlaufenden Cristae aus Leberzellen einer gesunden Maus beschrieben. Auch in diversen Schnitten durch das Riechepithel der Katze (ANDRES, 1969) und in nicht näherbezeichneten Schnitten durch Riechepithelien anderer Säuger (SEIFERT, 1970) finden sich in den Riechzellen bzw. deren Fortsätzen ebenfalls Mitochondrien mit längsverlaufenden Cristae (diese wurden jedoch in den betreffenden Abhandlungen nicht berücksichtigt). DAVID (1970) dagegen führt in einer Tabelle eine große Zahl von Untersuchungen an, wo längsverlaufende Cristae fast ausschließlich an geschädigten Zellen auftreten. Trotzdem ist es sehr fraglich, ob bei der Schädigung einer Zelle auch die Mitochondrien direkt in Mitleidenschaft gezogen werden, oder ob nicht vielmehr die längsverlaufenden Cristae der Ausdruck höchster Aktivität der Zelle sind, um diese Schädigung zu überwinden. Nach KÖNITZ (1965) ist die Anordnung der Cristae in den Mitochondrien von *Euglena gracilis* sehr variabel. Bei hoher Leistung der Mitochondrien (Dunkelperiode) verlaufen die Cristae längs, bei geringer (Lichtperiode) dagegen sind sie ungeordnet oder springen von der Seite vor. Die Berücksichtigung dieses Befundes auf unseren Fall würde heißen, die Mitochondrien der Riechzellen weisen ihrer hohen Aktivität wegen einen dauernden Längsverlauf ihrer Cristae auf. Denn eine Schädigung kommt wohl kaum in Frage, da das Präparat von einem gesunden Tier hergestellt wurde, das hierbei nicht betäubt, sondern im lethargen Zustand dekapitiert und sofort fixiert wurde, so daß sich auch eine Einwirkung des Betäubungsmittels ausschließen läßt.

Bemerkenswert ist das Fehlen von Mitochondrien in den Bereichen außerhalb des Epithels, im Hals der Fortsätze und in den Riechköpfen, während sie bei anderen Säugetieren auch dort zu finden sind. Vielleicht sind für das Fehlen die geringen Dimensionen der Fortsätze verantwortlich.

Überraschend ist auch das weite Hinausragen der Riechköpfe über das Epithel. Bei mehreren untersuchten Säugern (ENDRES, 1969 und SEIFERT, 1970) finden wir die Riechköpfe nur wenig über das Epithel hinausragen, vielmehr ist ihr proximaler Teil mitunter bis zur Hälfte in dieses eingebettet und von einem zirkulären „Nexus“ umgeben. Unsere Präparate dagegen zeigen die Riechköpfe, bedingt durch den langen Hals, erheblich über das Epithel hinausragen. Zugleich aber ist der Hals durch eine ringwulstartige Verbreiterung fest mit der Terminalplatte des Epithels verbunden.

Von einem Deckhäutchen, das an Präparaten von Seifert auftritt, ist in unseren recht gut gelungenen Präparaten allerdings nichts zu sehen. Es ist anzunehmen, daß es sich dort wohl um ein Artefakt handelt, das durch Schrumpfung des Sekretes im Riechsaum entstanden ist, da in unseren Präparaten, in denen das Sekret ausgewaschen ist, dieses Häutchen fehlt.

Zusammenfassung

Von einigen Fledermausarten, *Rhinolophus ferrum equinum, Rhinolophus hipposideros, Barbastella barbastellus* und *Pipistrellus pipistrellus,* wurde die *Anatomie* der Nasenmuscheln, sowie die Struktur des Riechepithels im Lichtmikroskop und von *Myotis myotis* auch im Elektronenmikroskop untersucht.

Bei den Rhinolophiden sind die Nasenmuscheln schwach entwickelt und lassen einen entsprechenden Raum in der Nasenhöhle frei, bei den Gymnorhinen dagegen wird die Nasenhöhle von gut entwickelten Muscheln weitgehendst ausgefüllt. Da die Rhinolophiden ihre Ultraschallaute durch die Nase, die Gymnorhinen aber durch den Mund ausstoßen, zeigt sich hierin eine Korrelation zwischen dem Bau und der Funktion der Nase. Denselben Bau der Nasenmuscheln wie die Rhinolophiden weisen auch die zu den Gymnorhinen zählenden beiden Arten, *Barbastella barbastellus* und *Plecotus auritus* auf. Doch sie vermögen ihre Ultraschallaute wahlweise durch den Mund oder die Nase auszustoßen.

Die Bowmanschen Drüsen sind sehr stark entwickelt. Die Ausfuhrgänge haben mitunter nur einen Abstand von 10 μ.

Die Riechzellen sind in der Regio olfaktoria ungleichmäßig verteilt. Starke Ansammlungen finden sich besonders an den Stellen des Epithels, die von der durchströmenden Luft stärker bespült werden.

Für die Riechleistung ist nicht die Gesamtzahl der Riechzellen und nicht die Größe der Gesamtriechfläche ausschlaggebend, sondern die Größe der einzelnen Riechzellen und deren Zahl pro Flächeneinheit. Dies gilt wahrscheinlich für alle Säuger.

Die peripheren Fortsätze der Riechzellen haben unterschiedliche Dicke, was von der Lage der Zellen im Epithel abhängig ist. Die tiefer liegenden Zellen weisen dünne Fortsätze mit einer unterschiedlichen Zahl von Knötchen auf, die von Mitochondrien erfüllt sind.

Diese Mitochondrien sind nur innerhalb des Epithels und dort fast ausschließlich in den Knötchen der Fortsätze zu finden. In dem über das Epithel hinausragenden Abschnitt des Fortsatzes, im Hals und Riechkopf, fehlen sie völlig. Sie sind bedeutend kleiner als die Mitochondrien der Stützzellen und weisen längsverlaufende Cristae auf. Der Längsverlauf der Cristae dürfte ein Zeichen für die hohe Aktivität der Riechzellen sein.

Die Riechköpfe ragen ihres langen Halses wegen erheblich über das Epithel hinaus. Die Zahl der seitlich aus ihnen entspringenden Zilien beträgt 7 bis 9, ihre Struktur stimmt mit der bei anderen Säugern überein.

Summary

Examinations by ligth- and electron-microscope of the cavum nasi and olfactory epithelium of some kinds of bats

The anatomy of the turbinalia as well as the structure of the olfactory epithelium of some species of bats- *Rhinolophus ferrum equinum, Rhinolophus hipposideros, Barbastella barbastellus* and *Pipistrellus pipistrellus* — was studied under the light microscope. Myotis myotis was also explored by means of the electronic microscope.

The turbinalia of the Rhinolophidae are but slightly developed and cause a proportionately empty space in the nose-cave, whereas the turbinalia of the Gymnorhinae are greatly developed, thus almost filling up the nose-cave. The Rhinolophidae give off their ultrasonics through the nose, while the Gymnorhinae do so through the mouth. That is why a correlation is shown between the anatomy and the function of the nose. The same anatomy of the turbinalia as the Rhinolophidae is typical of the two species *Barbastella barbastellus* and *Plecotus auritus,* which number among the Gymnorhinae. But they are able to give off their ultrasonics alternatively through the nose as well as through the mouth.

The Bowman-glands are greatly formed. Sometimes the secretory ducts have a distance of no more than 10 μ.

The olfactory cells are unequally spread in the regio olfactoria. Great accumulations are to be found especially at those points of the epithelium, which the flowing air touches more intensively. It is not the total number of the olfactory cells nor the dimension of the total olfactory-area that is decisive for the olfactory efficiency, but rather the dimension of the single olfactory-cells and their number on each area-unit. This seems to be applicable to all mammals.

The dendrites of the olfactory-cells have a variable bigness, which depends on the situation of the cells in the epithelium. The lower lying cells show thin dendrites with a variable number of little knots, which are occupied with mitochondria.

Those mitochondria are to be found only within the epithelium, and there almost exclusively in the little knots of the dendrites. In the section of the dentrites projecting beyond the epithelium, in the neck and the olfactory head, they are completely missing. They are considerably smaller than the mitochondria of the supporting cells and show longitudinal cristae. The longitudinal course of the cristae may be a sign for the high activity of the olfactory cells.

The olfactory heads surpass the epithelium considerably because of their long necks. The number of the cilia projecting from the side runs up to 7—9, their structure being congruent with that of other mammals.

Literatur

Andres, H. K. (1969): Der olfaktorische Saum der Katze. Z. f. Zellforschung **96,** 250—274

David, H. (1970): Zellschädigung und Dysfunktion. Protoplasmalogia Bd. X, Springer-Verlag.

Grosser, O. (1902): Zur Anatomie der Nasenhöhle und des Rachens der einheimischen Chiropteren. Morph. Hjb. Gegenbaur **29,** 1—77.

Könitz (1965): Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Euglena gracilis im tagesperiodischen Licht-Dunkel-Wechsel Planta (Berl.) **66,** 345—373.

Kolb, A. (1961): Sinnesleistungen einheimischer Fledermäuse bei der Nahrungssuche und Nahrungsauswahl auf dem Boden und in der Luft. Z. f. vergl. Physiol. **44,** 550—564.

— (1965): Über die Orientierung einheimischer Fledermäuse während des Fressens. Z. f. vergl. Physiol. **49,** 412—419.

Kolb, A., und Pisker, W. (1964): Über das Riechepithel einiger einheimischer Fledermäuse. Z. Zellforschung **63,** 673—681.

Müller, A. (1955): Quantitative Untersuchungen am Riechepithel des Hundes. Z. Zellforschung **41,** 335—350.

Neuhaus, W. (1955): Die Form der Riechzellen des Hundes. Naturwissenschaften **42,** 374—375.

— (1956): Die Riechschwelle von Duftgemischen beim Hund und ihr Verhältnis zu den Schwellen unvermischter Duftstoffe. Z. vergl. Physiologie **38,** 238—258.

Saito, T., and Ogawa (1968): Aberrant mitochondria with longitudinal cristae observed in the normal rat hepatic parenchymal cell. Fol. anat. jap. **44,** 357—363.

Seifert, K. (1970): Die Ultrastruktur des Riechepithels beim Makrosmatiker. Normale und Pathologische Anatomie H. 21 (1970), Georg Thieme Verlag, Stuttgart.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Anton Kolb, Biologisches Institut, 86 Bamberg, Jesuitenstraße 2

Zwei bemerkenswerte Beobachtungen am Schabrackenschakal *(Canis mesomelas)* in SW-Afrika

Von Gottfried Vauk

Aus der Inselstation Helgoland des Instituts für Vogelforschung, „Vogelwarte Helgoland", Hauptsitz: Wilhelmshaven

Eingang des Ms. 18. 1. 1971

Während eines längeren Arbeitsaufenthaltes mit ornithologischen Aufgaben in SW-Afrika im Juli/August 1967 (siehe hierzu Vauk 1969) hatte ich auch Gelegenheit, einige Beobachtungen an Säugern in diesem Lande zu machen. Über den Schabrackenschakal sei hier berichtet.

Am 4. 8. 1967 fand ich in einem Tal im Massiv des Waterberges (Farm Hohensee) einen toten Schakal. Es handelte sich um ein junges ♂. Die Canini befanden sich gerade

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 213—215

im Wechsel. Offenbar war dieser Schakal bei dem „Zusammenstoß" mit einem Stachelschwein *(Hystrix africaeaustralis)* getötet worden. Ein 21 cm langer Stachel hatte den Schädel am Ohr durchstoßen und war in das Gehirn des Schakals etwa 3 cm tief eingedrungen. Ein weiterer Stachel von 26 cm Länge hatte sich in Höhe der Nieren unterhalb der Wirbelsäule 9 cm tief in den Körper des Schakals hineingebohrt. Der Tod des Tieres muß ziemlich augenblicklich eingetreten sein, da er sozusagen in seiner Spur zusammengebrochen war. In dem sandigen Boden waren kaum Zeichen eines Todeskampfes zu finden. Dagegen konnte an den Spuren das Gesamtgeschehen recht gut rekonstruiert werden. Offensichtlich war das noch langsame Stachelschwein über eine Entfernung von etwa 100 m von dem Schakal verfolgt worden. Der Schakal hatte seine Gangart dann beschleunigt, wahrscheinlich als er das Stachelschwein optisch wahrnahm. Das Stachelschwein blieb dann aber plötzlich stehen und lief sogar einige Schritte rückwärts (siehe hierzu Mohr 1965). Dies muß so schnell und plötzlich geschehen sein, daß der unerfahrene Schakal keine Zeit mehr zum „Bremsen" hatte, und es so zu einem wuchtigen Zusammenprall kam, so daß sich die Stacheln als für den Schakal sogar tödliche Waffen auswirken konnten. Roberts (zit. Mohr 1965) berichtet, daß unerfahrene Hunde dem plötzlich anhaltenden Stachelschwein in die Stacheln rennen und so ihre Augen einbüßen können.

Ob der Schabrackenschakal generell als Feind des Stachelschweines angesehen werden kann oder ob es sich hier nur um „Versuch und Irrtum" eines Jungschakals handelte, muß offen bleiben. Mohr (1965) und Freye (1969) nennen den Schakal nicht als Feind des Stachelschweins.

Bei ausgedehnten Fahrten durch das Wildschutzgebiet „Etoscha-Pfanne" im August 1967 fanden mein Begleiter H. Kolberg und ich eine frisch tote Oryx-Antilopen-Kuh *(Oryx gazella gazella)*. An dem Aas hatten sich bald etwa 50 Geier *(Pseudogyps afrikanus und Necrosyrtes monachus)* versammelt. Zeitweise saßen die Vögel in zwei „Etagen" auf dem Aas, das zusehends „abnahm". Etwa zwei Stunden später erschien ein Paar Schabrackenschakale. Ohne daß die beiden irgendwelche besonderen Verhaltensweisen zeigten, gingen sie auf die Geier zu, und es wurde ihnen sofort das Feld geräumt. Im Abstand von etwa 3 m standen die Geier um die an dem Aas fressenden Schakale herum. Wagte sich einer der Geier näher heran, so genügte meist ein kurzes Drohen eines oder beider Schakale durch hingewandtes „Gebiß-zeigen", um den Vogel wieder in das Glied der wartenden zurückzutreiben. Nur selten wurde intensives Drohen durch Zuspringen und gerichtetes Schnappen nötig, das aber nie in einen Kampf Schakal : Geier mündete. Erst wenn sich die Schakale gesättigt hatten und sich zur Ruhe etwa 20 m entfernt in den Schatten eines Kameldornbaumes legten, kamen die Geier wieder an das Aas. Nach Pausen von 45 bis 60 Minuten gingen die Schakale jeweils zum Fraß zurück. Es zeigte sich dabei immer wieder das oben beschriebene zwischenartliche Verhalten. Eine Aufnahme von Ulrich (Fischer 1963) aus der Serengeti zeigt einen Schakal (drohend) am Aas, im Hintergrund wartende Geier. Dieses Bild entspricht etwa meinen Beobachtungen. Eine Beschreibung des Verhaltens beider Tierarten fehlt jedoch. Die Annahme von Müller-Using (1970) und Fischer (1968), daß Schakale von Geiern am Aas durch Schnabelhiebe gefährdet werden und sogar regelrechte Kämpfe ausgefochten werden, traf also zumindest in dem beobachteten Fall nicht zu.

Schrifttum

Fischer, W. (1968): Altweltgeier, in Grzimeks Tierleben Bd. 7. Zürich.
— id. (1963): Die Geier, Neue Brehm-Bücherei 311. Wittenberg-Lutherstadt.
Freye, H.-A. (1969): Stachelschweine, in Grzimeks Tierleben Bd. 1. Zürich.
Mohr, E. (1965): Altweltliche Stachelschweine, Neue Brehm-Bücherei 350. Wittenberg-Lutherstadt.
Müller-Using, D. (1970): Die Wildhunde Südwestafrikas, Mitt. SWA Wiss.-Ges. 11/6, S. 1—9.

Vauk, G. (1969): Gedanken zur Planung, zum Aufbau, zur Organisation und zur Arbeit einer Ornithologischen Station in Walvis Bay, Südwestafrika, Denkschrift, Herausgeb. SWA Wiss. Ges. Windhoek, S. W. A.

Anschrift des Verfassers: Dr. Gottfried Vauk, Vogelwarte Helgoland, 2192 Helgoland, Postfach 1220

Grindwal-Strandung (*Globicephala melaena* Traill.) auf Sylt

Von Wolfgang Gewalt

Eingang des Ms. 2. 3. 1971

„Kein anderes Waltier strandet so häufig" wie der Grind, heißt es in der 4. Auflage von Brehms Tierleben (1930). Obwohl das Verbreitungszentrum dieser Art — das Gebiet um die Faer-Oer-Inseln mit ihren berühmt-berüchtigten Grindwal-Massenfängen, die Orkney- und die Shetland-Inseln — der deutschen Nordsee nicht weit entfernt liegt, sind *Globicephala*-Funde in unseren Gewässern jedoch nur spärlich registriert worden. Bei van den Brink (1957), Hentschel (1937), Norman-Fraser (1963) und Schäff (1911) wird kein einziger deutscher Fundort erwähnt, das Auftreten von Einzelexemplaren an den Küsten Englands, Schottlands, Norwegens, Frankreichs, Belgiens und Hollands als „weniger häufig" bis „selten" bezeichnet.



Daher erscheint eine Beobachtung mitteilenswert, die Fräulein Ingeborg Hahlbeck, Berlin — eine gute Kennerin unserer Duisburger Großtümmler und Weißwale — im Sommer 1965 auf Sylt machte[1]). Ihr wurde am 26. 6. 65 gegen 11 Uhr von Badegästen gemeldet, daß an der Westküste des sog. Ellenbogens, der den „Königshafen" umschließenden nördlichen Landzunge der Insel Sylt, „ein großer Hai" angeschwemmt sei. Es herrschte stürmisches Wetter. Fräulein H. war wenig später an der Fundstelle und

[1] Herrn Kollege W. Schröder danke ich für seine freundliche Vermittlung, Fräulein I. Hahlbeck für Überlassung ihrer Notizen und Photos.

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 215—216

konnte das Tier sogleich richtig als Grindwal, kenntlich durch den weißen Kehlfleck und besonders lange Brustfinnen, bestimmen. Es war ca. 5 m lang und augenscheinlich erst vor kurzer Zeit verendet. Ein Heraufziehen des viele Zentner schweren Kadavers auf den sicheren Strand gelang nicht, und bereits am Nachmittag desselben Tages hatten ihn Strömung und Flut wieder davongetragen (Abb.).

Schrifttum

Brink, F. H. van den (1957): Die Säugetiere Europas. Hamburg u. Berlin.
Hentschel, E. (1937): Naturgeschichte d. nordatlant. Wale u. Robben. In: Handbuch d. Seefischerei Nordeuropas III/1. Stuttgart.
Norman, J., u. Fraser, C. (1963): Riesenfische, Wale u. Delphine. Hamburg u. Berlin.
Schäff, E. (1911): Die wildlebenden Säugetiere Deutschlands. Neudamm.
Brehm, A. (1930): Tierleben. 4. Aufl. bearb. von Heck/Hilzheimer. Leipzig.

Anschrift des Verfassers: Dr. Wolfgang Gewalt, Zoo Duisburg, 41 Duisburg, Mülheimer Straße 273

Jungentransport in den Backentaschen beim Syrischen Goldhamster (*Mesocricetus auratus* Waterhouse, 1839)

Von Günter R. Witte[1]

Aus dem Seminar für Naturwissenschaften der Pädagogischen Hochschule Ruhr, Abt. Hagen
Direktor: Prof. Dr. C. Ullrich

Eingang des Ms. 15. 3. 1971

Zum Brutpflegeverhalten gehört bei einer Reihe von Säugern das *Eintragen* aus dem Nest geratener Jungen. Normalerweise werden Säugerjunge beim Eintragen etwa in Hals- oder Schultergegend vorsichtig mit den Zähnen gefaßt. Der Transport im *„Tragegriff"* wird durch die *Tragstarre* des Jungen oft wesentlich erleichtert. Auch Goldhamstermütter tragen ihre Jungen dergestalt ein: artspezifische Angriffspunkte für den Tragegriff scheinen bei *Mesocricetus* nicht festgelegt zu sein.

Unabhängig vom Tragegriff – der zum Verhaltensinventar vieler Säugerarten gehört –, zeigen *Mesocricetus auratus* Waterh. (und *Cricetus cricetus* L., vgl. Eibl-Eibesfeldt 1953) eine mindestens diesen beiden Hamsterarten eigene weitere Form des Jungenbergens: sie transportieren mehrere Junge gleichzeitig in ihren Backentaschen (im folgenden BT).

Beim Jungentransport in den BT wird das Kind seitlich gefaßt und aufgenommen: die Mutter steht auf den Hinterpfoten und hat beide Vorderpfoten angehoben, um das Junge im nächsten Augenblick zu umfassen (Abb. 1). Dann bringt die Mutter

[1] Die beschriebene Verhaltensweise wurde durch 12 Fotos (Farbdiapositive) dokumentiert. Zeichnungen: Dr. rer. nat. Günter R. Witte. Versuche und Photos: cand. paed. Annegret Klüber.

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 216—219



Abb. 1 (links). Aufnehmen des Jungen zum Backentaschentransport: das Kind wird seitlich gefaßt — *Abb. 2 (rechts).* Mit den Vorderpfoten dirigiert die Mutter den Säugling in die zum Einschieben in die Backentaschen günstigste Lage

durch Drehen und Wenden mit den Vorderpfoten das Junge in die zum Einschieben in die BT günstigste Lage (Abb. 2) oder aber sie nimmt den Kindes k o p f ausnahmsweise ohne „Probierbewegungen" ins Maul auf und schiebt das Junge mit Unterstützung der Vorderpfoten in ihre BT. Der Kindeskörper wird zunächst bis über Körpermitte eingeschoben: die nachschiebenden und zurechtrückenden Vorderpfoten greifen dabei seitlich am Kopf des Jungen an (Abb. 3). Die Mutter unterstützt den Kopf des Kindes mit beiden Vorderpfoten. So kann es in waagerechter Lage, wie auf einer Leitschiene, eingeschoben werden (Abb. 4).

Das *Einschieben* der Jungen in die BT kann *kaudal* („Hinterteil voran") erfolgen. Etwa gleich häufig schieben backentaschenbergende Goldhamster ihre Jungen *cranial* („Kopf voran") ein. Craniales Einschieben in die BT kann folgendermaßen ablaufen: Die Mutter hält ihr Junges in Körpermitte umfaßt. Kopf und Hals des Jungen werden in der Mundhöhle der Mutter geborgen. Durch festes Umfassen mit den Vorderpfoten gewährleistet die Mutter bis zum Ende des Einschiebevorgangs die optimale Lage des Jungen, das dergestalt im Maul der Mutter geborgen werden kann.

Goldhamstermütter legen ihre Jungen praktisch immer in einem Nest ab: Das *„Ausstreichen"* der Säuglinge aus den Backentaschen scheint an den *Auslöser „Nest"*

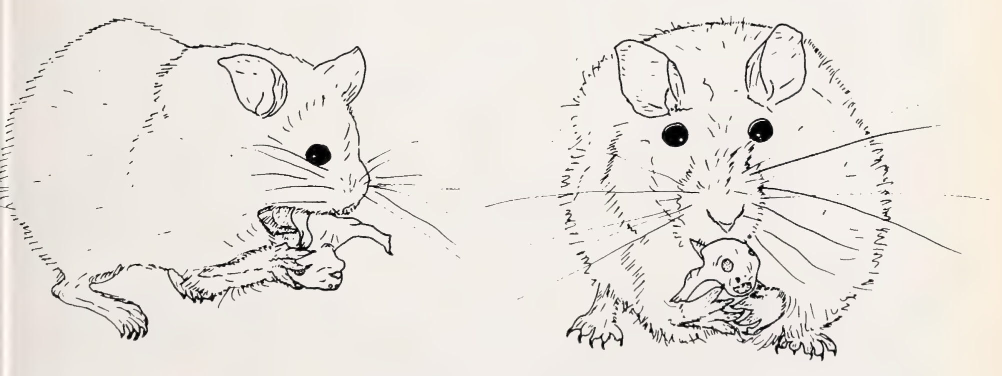


Abb. 4. (links). Der Kopf des Säuglings wird bis zum Ende des Einschiebevorgangs von den Vorderpfoten der Mutter gestützt: so kann das Kind in waagerechter Lage eingeschoben werden — *Abb. 3 (rechts).* Bei der kaudalen Aufnahme des Junghamsters in die BT ist dessen Körper bereits bis über Körpermitte eingeschoben: die Vorderpfoten der Hamsterin greifen seitlich am Kopf des Jungtieres an und unterstützen das Einschieben in die BT durch Nachschieben

gebunden zu sein: Zunächst leitet eine Ausstreichbewegung mit der Vorderpfote von hinten nach vorn über die BT-Partie drückend das Entleeren der Jungen ein: der Inhalt der BT wird dieserart zum Maul hin gedrückt. Ähnlich wie beim Einschieben werden jetzt beide Vorderpfoten helfend eingesetzt: die Mutter umfaßt den Körper des herausgedrückten Kindes und zieht ihn aus dem geöffneten Maul heraus. Etwa vom dritten Kind an entleert die Mutter ihre BT schubweise. Die Vorderpfoten werden jetzt nicht mehr eingesetzt, um die Jungen aus dem mütterlichen Maul heraus zu ziehen: der Druck der Ausstreichbewegung allein genügt, und die Säuglinge gleiten rasch aus der Mundhöhle ins Nest. Häufig werden ein oder mehrere Tiere nicht wieder ausgestrichen oder aber kurze Zeit nach dem Ausstreichen von der Mutter gefressen. Vermutlich handelt es sich in diesen Fällen um solche Jungen, die den Bergevorgang nicht gesund überstanden haben und deshalb eliminiert werden.

Botzenhart erwähnt bereits 1950 die hier beschriebene Art des Jungenbergens, und Eibl-Eibesfeldt nennt BT-Transport in seiner „Ethologie des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.)". Für *Mesocricetus auratus* gibt es lediglich einen kurzen Literaturhinweis zu diesem Verhaltensschema bei Rovell (1961).

Auslösender Reiz in unserer Versuchsreihe ist die *Unerreichbarkeit* des *Nestes:* In allen uns bekannten Fällen trägt die *reaktionsauslösende Situation Gefahrencharakter*[2]. *Panikstimmung* der zum BT-Transport übergehenden Mutter liegt *nicht* vor. Unsere Beobachtungen lassen Schlüsselreize erkennen, deren Setzen Goldhamstermütter im Experiment mit BT-Transport beantworten. Eine Verhaltensanomalie scheint nicht vorzuliegen. Vielmehr darf auf eine lebenswichtige Funktion für das Wildtier geschlossen werden: Der *Backentaschentransport* gehört in das *normale Verhaltensinventar* von *Mesocricetus auratus*.



Abb. 5. Goldhamsterweibchen, das mehrere Junge in den Backentaschen transportiert und zusätzlich ein weiteres im Tragegriff („kombinierter Transport")

Die Möglichkeit, auch kopfstarke Würfe rasch, nämlich auf *einem Fluchtweg* retten zu können, erscheint sinnvoll, wenn — etwa bei plötzlichen, starken Niederschlägen — der Mutterbau von einer Überschwemmung bedroht ist. Bis zu 12 Junge können gleichzeitig in den BT getragen werden. Ein 12köpfiger Wurf vermag bei einem Lebensalter von 1 bis 3 Stunden innerhalb einer Minute in die BT aufgenommen zu werden. Verluste sind bei einem Aufenthalt bis zu maximal 25 Minuten in den BT gering. Häufig wird der BT-Transport kombiniert mit dem Tragegriff durchgeführt, d. h. es werden ein oder mehrere Säuglinge bt-transportiert, dazu ein weiterer im Tragegriff (Abb. 5).

Mit zunehmender Größe (Alter) der Jungen wird das Einschieben der Junghamster in die BT schwieriger. Junge, die älter als drei Tage sind, wurden in unseren Versuchen *nicht* mehr in den BT transportiert. Technische Gründe (Größe des zu bergenden Säuglings), physiologische Gründe (zunehmender Sauerstoffbedarf des Säuglings) sowie — u. U. hiermit gekoppelt — hormonbedingte Verhaltensänderungen (der Jungenbergetrieb ist bei *Rattus norvegicus* kurz nach der Geburt am stärksten und nimmt dann fortlaufend ab, [vgl. Wiessner und Sheard 1933] bedingen vermutlich die Beschränkung des Backentaschenbergens und -transportierens auf die kurze Frist der drei ersten Lebenstage.

[2] Bei gleicher Versuchsanordnung läßt sich beim Dshungarischen Zwerghamster (*Phodopus sungorus* Pall.) kein BT-Transport auslösen.

Zusammenfassung

Ein bisher selten beobachtetes und kaum beachtetes Verhaltensschema aus dem Bereich der Brutpflege des Goldhamsters (*Mesocricetus auratus* Waterhouse, 1839) wird als „Backentaschentransport" beschrieben. BT-Transport gehört zum normalen Verhaltensinventar des Goldhamsters. Auslöser kann eine akute Gefahrensituation für den Wurf sein. Bis zu 12 Junge (Alter: 1—3 Stunden) wurden gleichzeitig in den BT transportiert und verblieben mehr als 22 Minuten darin. BT-Transport wird nur bei Jungtieren ausgeführt, die weniger als 3 Tage alt sind. Das beschriebene Verhalten erscheint biologisch sinnvoll.

Summary

Cheek pouch carrying of the Golden Hamster

A description of a hitherto scarcely noticed behaviour pattern which is part of the parental care behaviour of the Golden Hamster (Meoscricetus auratus Waterhouse). It is called „Cheek pouch carrying". The C. p. c. is a normal part of the behaviour repertoire of the Golden Hamster. The releaser is acute danger threatening the young. Up to 12 young can be carried at the same time for at least 22 Minutes. Young can be carried in the cheek pouches, when they are not yet 3 days old. The described behaviour pattern is Biologically significant and helps in the survival of the species.

Schrifttum

Botzenhart, A. (1950): Beiträge zur Kenntnis des Normalverhaltens des syrischen Goldhamsters (*Mesocricetus auratus* Waterhouse). — Staatsexamensarbeit. Freiburg. (Unveröff.)

Dieterlen, F. (1959): Das Verhalten des syrischen Goldhamsters (*Mesocricetus auratus* Waterhouse). Untersuchungen zur Frage seiner Entwicklung und seiner angeborenen Anteile durch geruchsisolierte Aufzuchten. (Diss.) Z. Tierpsychol. **16**, 47—103.

Eibl-Eibesfeldt, I. (1953): Zur Ethologie des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.). Z. Tierpsychol. **10**, 204—254.

— (1955): *Cricetus cricetus.* Transport der Jungen durch das Muttertier. Encyclopaedia cinematographica. — E 41/1955. Göttingen. Institut f. d. Wiss. Film.

— (1960): *Rattus norvegicus.* Transport der Jungen durch das Muttertier I (erfahrenes Weibchen). Encyclopaedia cinematographica. E 311/1960. Göttingen. Institut f. d. Wiss. Film

— (1960 a): *Rattus norvegicus.* Transport der Jungen durch das Muttertier II (unerfahrenes Weibchen). Encyclopaedia cinematographica. E 312/1960. Göttingen. Institut f. d. Wiss. Film.

— (1967): Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. München

Grote, U. (1969): Versuch einer Klärung spezifischer Verhaltensweisen beim Goldhamster unter besonderer Berücksichtigung der Aggression. Schriftl. Hausarbeit. Abt. Hagen der PH Ruhr. (Unveröff.)

Herter, K., und Rauch, H.-J. (1956): Haltung und Aufzucht chinesischer Zwerghamster (*Cricetulus barbarensis griseus* A. Milne-Edwards 1867). Z. Säugetierkunde. **21**, 161—171.

Kahman, H., und Frisch, O. v. (1952): Über die Beziehungen von Muttertier und Nestling bei kleinen Säugetieren. — Experientia **8**, 221—223.

Klüber, A. (1970): Der Backentaschentransport beim Goldhamster. Dokumentation und Interpretation. Schrift. Hausarbeit. Abt. Hagen der PH Ruhr (Unveröff.).

Rovell, T. E. (1961): The Family group in Golden Hamsters: its formation and break-up. Behaviour **17**, 81—94.

Wiesner, B. P., und Sheard, N. N. (1933): Maternal behaviour in the Rat. Oliver and Boyd. London.

Anschrift des Verfassers: Dr. rer. nat. Günter R. Witte, 58 Hagen, Am Stirnband 10

Das Sozialverhalten von domestizierten Ziegen[1]

Von H. H. Sambraus

Aus der Abteilung für Andrologie und Künstliche Besamung an der Gynäkologischen und Ambulatorischen Tierklinik der Universität München. Leiter Prof. Dr. W. Leidl

Eingang des Ms. 20. 4. 1971

Einleitung

Vor längerer Zeit erschien eine Serie von Publikationen über die in einer bestimmten Ziegenherde wirkenden Sozialfaktoren (Scott 1946, Stewart u. Scott 1947, Scott 1948, Ross u. Scott 1949, Ross u. Berg 1956). Daraus geht hervor, daß sowohl das Alter als auch die Behornung und das Geschlecht eines Tieres seinen Rangplatz in der Herde bestimmen. Durch gelegentliche eigene Beobachtungen an Ziegen entstand der Eindruck, daß noch weitere Faktoren für den Rang eines Tieres mitverantwortlich sind. Verglichen mit Rindern, deren Sozialverhalten ungleich häufiger bearbeitet wurde, schienen deutliche Unterschiede vorhanden zu sein. Der Vergleich des Sozialverhaltens dieser beiden einander in der zoologischen Systematik nahestehenden Spezies scheint im Hinblick auf die Entfaltungsmöglichkeiten des Einzeltieres in der Ziegenherde sinnvoll.

Material und Methodik

Es wurden 10 Ziegenherden mit 5 bis 28 Individuen beobachtet, die der Rasse Bunte Deutsche Edelziege und einer südafrikanischen Landrasse angehörten[2]. Die Herden 1 bis 7 (Tab. 1) wurden von weiblichen Tieren gebildet, drei weitere Gruppen bestanden ausschließlich aus Böcken. Notiert wurden Art und Häufigkeit sowohl der kämpferischen Auseinandersetzungen als auch der Drohungen. Ein Tier galt dann als das ranghöhere, wenn es einem bestimmten anderen mindestens zweimal überlegen war. Wenn sich jedes Individuum bei einem Teil der Auseinandersetzungen durchsetzte, wurde nur dann eines der beiden als dominant anerkannt, wenn es mindestens zwei Differenzen mehr als der Kontrahent zu seinem Vorteil entscheiden konnte. Andernfalls galt ihr Rangverhältnis als ungeklärt. Das traf auch dann zu, wenn das zweite Tier mindestens drei Auseinandersetzungen für sich entscheiden konnte.

Für jede Ziege wurde ein Quotient aus der Zahl der ihr unter- und überlegenen Tiere gebildet. Nach der Höhe dieser Faktoren wurde eine vorläufige Rangordnung aufgestellt. Wenn sich jedoch dabei eine Ziege der ihr unmittelbar Übergeordneten in der Zahl der direkten Auseinandersetzungen als überlegen erwies, tauschten sie ihre Plätze. Diese korrigierte Rangfolge diente als Grundlage für die Korrelationsberechnungen.

Ergebnisse

Kampf- und Drohformen

Beim Kampf erheben sich die Tiere auf die Hinterextremitäten und prallen von oben herab mit den Köpfen zusammen. Dieser Vorgang kann vielfach wiederholt werden,

[1] Mit finanzieller Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

[2] Ein großer Teil der Ergebnisse konnte durch das großzügige Entgegenkommen der „Coopérative d'élevage Caprine" in Sainte Croix/Südfrankreich gewonnen werden. Ihrem Leiter, Herrn Bouillon, und seinen Mitarbeitern sei dafür herzlich gedankt.

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 220—224

Tabelle 1

Beobachtungen zu den gruppeninternen Auseinandersetzungen von Ziegen

Der Anteil widersprüchlicher Beobachtungen bezieht sich nur auf Dominanzpaarungen, von denen mehr als eine Beobachtung vorliegt, weil nur hier Abweichungen vom tatsächlichen Rangverhältnis erkannt werden können.

Herde	Anzahl der Tiere	Mögliche Dominanzpaarungen	Beobachtete Dominanzpaarungen	Wegen Widersprüchlichkeit oder nur einfacher Beobachtung unberücksichtigte Dominanzpaarungen	Anteil d. berücksichtigten v. d. möglichen Dominanzpaarungen in %	Beobachtete Auseinandersetzungen	Widersprüchliche Beobachtungen	Anteil d. widersprüchlichen Beobachtungen von den mehr als einmal belegten Dominanzpaarungen in %
1	28	378	304	110	51,3	910	38	4,6
2	12	66	62	10	78,8	411	7	1,7
3	7	21	21	2	90,5	341	10	2,9
4	8	28	28	2	92,9	201	3	1,5
5	12	66	47	9	57,5	117	3	2,7
6	10	45	44	18	57,8	192	7	3,8
7	13	78	77	6	91,0	526	32	6,1
8	8	28	27	5	78,6	115	3	2,7
9	5	10	8	2	60,0	35	4	11,8
10	8	28	28	5	82,1	109	6	5,6

bevor sich eine Ziege abwendet. In der Regel tut sie dies ohne zu fliehen und ohne verfolgt zu werden. Häufig bleibt ein Kontrahent auf allen vier Extremitäten stehen und erwartet so den Kopfstoß. Dieses Tier soll das ranghöhere von beiden sein (REED, pers. Mitt. an SCHAFFER 1968).

Während bei der neutral gestimmten Ziege die beiden Ohren zu den Spitzen hin divergieren, stellen Tiere, die durch Herdengenossen erregt wurden, die Ohren so, daß ihre Längsachse eine Parallele zur Stirnlinie bildet. Sie werden jetzt parallel gehalten oder konvergieren mit zunehmender Aggressivität zu den Spitzen hin immer mehr.

Zuweilen kommt es vor, daß sich eine dritte Ziege zwischen zwei hartnäckig Kämpfende drängt und die Auseinandersetzung unterbindet. Dies traf jedoch nur für größere Herden zu, deren Rangfolge nicht bestimmt wurde. Über die Rangstellung des intervenierenden Tieres und seine sonstigen Beziehungen zu den beiden Kämpfenden ist deshalb nichts bekannt.

Gelegentlich trennen sich die beiden Kontrahenten, ohne daß einer offensichtlich als Sieger erkennbar ist. Die beschriebene Art des Kampfes tritt auch unter Tieren mit geregeltem Rangverhältnis auf, die lange gemeinsam gehalten wurden.

Hartnäckige, rangtiefere Ziegen werden vom Futtertrog durch heftige Kopfstöße vertrieben. Auf die gleiche Weise attackiert der Bock Zwitter, die sich von brünstigen Ziegen nicht abdrängen lassen. Diese Form der Aggression klärt kein vakantes Rangverhältnis, sondern

das dominierende Tier unterstreicht so massiv seine Überlegenheit, sobald eine Drohung nicht befolgt wird. Unbehornte Ziegen beißen sich außerdem als Ausdruck der Aggression gegen Nahrungskonkurrenten. Zu Verletzungen kommt es dabei nicht und folglich auch nicht zu einer spontanen Meidung des ranghöheren Tieres. Nur ein bestimmter Bock fügte ausweichenden brünstigen Ziegen (also in einer speziellen Situation des Sozialverhaltens) erhebliche Bißwunden am Schwanz zu. Behornte Individuen bissen nie Artgenossen.

Ziegen verwenden gegenüber Rangtieferen zwei Verhaltensweisen, die Drohnung ausdrücken: Das Kopfsenken, durch das dem störenden Tier die Hörner bzw. die entsprechende Kopfregion zugewendet wird, und als weitere Form das vehemente Zuwenden des Maules zum Herdenmitglied. Diese Art der Drohung ist von einem kurzen Stöhnlaut begleitet. Bei jeder Droh- und Kampfform werden die verlängerten Rückenhaare aufgerichtet.

Rangstruktur

Von den möglichen $\frac{n(n-1)}{2}$ Dominanzpaarungen der einzelnen Herden wurden zwischen 51,3 % und 92,9 % so gesichert ermittelt, daß sie zur Aufstellung der Rangordnung herangezogen werden konnten. In drei Herden lag eine lineare Rangfolge vor, in den übrigen Herden kam es zu mindestens einer Durchbrechung der Linearität, d. h. ein Tier dominierte über ein anderes, das dem Rangquotienten nach günstiger eingestuft wurde. Insgesamt waren derartige Fälle selten, gehäuft traten sie nur in der Jungziegenherde 1 auf.

Widersprüchliche Ergebnisse, d. h. solche, in denen bei Auseinandersetzungen zwischen zwei Tieren jedes ein- oder mehrfach gewann, können nur dann auftreten, wenn beide Tiere mehr als eine Auseinandersetzung miteinander hatten. Als widersprüchlich wurden die Ergebnisse desjenigen Tieres gewertet, das die geringere Anzahl von Auseinandersetzungen gewann. Ihr Anteil lag in den einzelnen Herden zwischen 1,5 % und 11,8 %. Der letztgenannte Anteil hat nur beschränkten Aussagewert; er stammt von einer Herde mit fünf Böcken, in der nur das Verhältnis von zwei Tieren in der genannten Weise widersprüchlich war. Insgesamt wurden unter mehr als 2800 beobachteten Auseinandersetzungen 4,0 % widersprüchliche Begegnungen angetroffen.

In einer Herde wurde die Rangordnung zweimal bestimmt. Sechs Ziegen waren auch bei den zweiten Beobachtungen nach einem Jahr noch im Bestand. Die Korrelation der Rangplätze dieser Tiere hatte eine Stärke von $r = 0{,}31$ ($P > 0{,}05$).

Rangbedingende Faktoren

Von jedem Tier wurde das Körpergewicht ermittelt. Im allgemeinen geschah dies auf 1,0 kg, in der Herde „1" auf 0,1 kg genau. Das Alter der Ziegen wurde von den Besitzern auf ein Jahr genau angegeben. Die Tiere der Herde „1" wurden alle innerhalb von 6 Wochen geboren. Diese geringe Variation schien für weiterführende Berechnungen zu unbedeutend. Bei einer weiteren Herde („5") schienen die Angaben des Halters unzuverlässig, auch hier blieb das Alter der Tiere im weiteren unberücksichtigt. Zwischen dem Rangplatz eines Tieres in der Herde und seinem Gewicht bzw. Alter wurden Korrelationen errechnet. Wenn die beiden letztgenannten Faktoren vorlagen, handelt es sich bei den Angaben in Tab. 2 um Teilkorrelationen.

Zwischen Rang und Gewicht bestanden in den einzelnen Herden Korrelationen von sehr unterschiedlicher Stärke. Während einerseits Korrelationskoeffizienten von $r = 0{,}01$ ermittelt wurden ($P > 0{,}05$), ergaben sich in anderen Herden solche von $r = 0{,}50$, die statistisch gesichert werden konnten ($P < 0{,}01$). Die Korrelationen zwischen Rang und Alter variierten gleichfalls stark, und zwar von $r = 0{,}67$ bis $r = -0{,}73$. Eine signi-

Tabelle 2

Beziehungen zwischen sozialem Rang, Körpergewicht und Alter von Ziegen

Nur in einigen Herden befanden sich einzelne behornte Tiere.

Herde	Alter der Tiere	Behornte Ziegen im Bestand	Korrelation zwischen Rang und Alter	Korrelation zwischen Rang und Gewicht
1	6—8 Monate		—	0,45*
2	0,5—7,5 Jahre	+	0,56	0,12
3	0,5—5,5 Jahre		0,10	0,52
4	0,5—5,5 Jahre		0,68	0,09
5	?	+	—	0,80**
6	1,5—8,5 Jahre		0,39	0,80**
7	2,5—8,5 Jahre		0,67*	0,08
8	1,5—5,5 Jahre	+	0,10	0,05
9	1,5—2,5 Jahre		—0,01	0,01
10	2,5—4,5 Jahre	+	—0,73*	0,47

* P < 0,05 ** P < 0,01

fikante Beziehung bestand nur in den zwei Herden mit diesen extremen Korrelationskoeffizienten (P < 0,05).

Die Ziegen waren im allgemeinen hornlos. Nur in 4 Herden befanden sich einige Tiere mit Hörnern. In drei Beständen nahmen die behornten Tiere die vordersten Rangplätze ein. In einer weiteren Herde hatten zwei behornte Ziegen im Alter von 7,5 und 4,5 Jahren die beiden vordersten Rangpositionen inne; zwei weitere behornte Tiere im Alter von einem halben Jahr mußten sich einigen hornlosen Tieren unterordnen. Gleiches galt für eine andere Ziegenherde, deren Rangordnung nicht erstellt wurde: Mehrjährigen hornlosen Tieren gelang es auch hier, über behornte Herdengenossen im Alter von 7 Monaten zu dominieren. Ältere Ziegen mit Hörnern ließen sich nie von unbehornten verdrängen.

Diskussion

Das Zusammenprallen mit den Köpfen aus dem Aufrichten gilt offenbar für alle Spezies der Gattung *Capra* sowie andeutungsweise für einige Schafarten (Geist 1968). Ungewöhnlich ist das Auftreten von zwei Drohformen. Sie entsprechen den beiden bei (domestizierten) Ziegen auftretenden Kampfesweisen Kopfstoßen und Beißen und sind als Stoß- und Beißintention anzusehen.

Hornbesitz bringt in der sozialen Rangordnung wesentliche Vorteile (s. a. Collias 1956). Nur die im Gewicht und damit auch in der Körperkraft stark benachteiligten jungen behornten Tiere können sich noch nicht gegenüber allen hornlosen Herdenmitgliedern durchsetzen. Mehrjährige Tiere mit Hörnern werden jedoch von Herdenmitgliedern in einem Ausmaß respektiert, wie es unter hornlosen Tieren unbekannt ist. Eine bestimmte Ausweichdistanz wird hier in der Regel nicht unterschritten.

Hornlose Ziegen halten untereinander im Gegensatz zu behornten Artgenossen und unbehornten Rindern keine Mindestdistanz ein. Dem ranghöheren Tier fehlt die Möglichkeit, den Kontrahenten mit einer Aggression schmerzhaft zu treffen. Auf Drohungen reagieren rangtiefe Tiere deshalb häufig nicht mit Ausweichen, sondern sie stellen sich zum Kampf. Der im Vergleich mit dem Rind sehr viel höhere Anteil „widersprüchlicher“ Auseinandersetzungen zeigt, daß das im allgemeinen rangtiefere Tier wegen der Bedeutungslosigkeit morphologischer Faktoren einen Teil der Auseinander-

setzungen für sich entscheiden kann. Zudem sind die über Drohungen hinausgehenden Aggressionen sehr viel bessere Voraussetzungen für einen Rangwechsel als beim Rind. Die Folge ist, daß die Rangordnung in einer Herde, im Gegensatz zu den Beobachtungen von STEWART u. SCOTT (1947) sowie ROSS u. BERG (1956) sehr instabil war. Die Korrelation der Rangplätze war in zwei aufeinanderfolgenden Jahren recht gering. Der sehr hohe Anteil widersprüchlicher Auseinandersetzungen in der Jungziegenherde (Herde 1) ist wohl auf das fast völlige Fehlen morphologischer rangentscheidender Faktoren dieser nahezu gleichschweren Tiere zurückzuführen.

Die Korrelationen zwischen Rangplatz und Alter bzw. Gewicht sind bei Ziegen im allgemeinen niedriger als bei Rindern (s. SAMBRAUS 1970). Das gilt auch für solche Herden, in denen alle Tiere hornlos sind, in denen also der einzige morphologische rangbedingende Faktor fehlt. Für Aggressivität, Ausdauer im Kampf, Geschicklichkeit u. ä. wurde kein objektiver Maßstab gefunden. Dem subjektiven Eindruck nach schienen jedoch gerade diese Faktoren den Ausgang eines Kampfes zu bestimmen.

Rangordnung und Rangwechsel bleiben unter hornlosen Ziegen ohne Folgen für das Einzeltier. Die fehlende Ausweichdistanz der Tiere bringt Vorteile für die Haltung: Futtervorrichtungen und Liegeplätze können relativ kleiner gehalten werden als bei Rindern.

Zusammenfassung

An Hand der innerartlichen Aggressionen wurde die Rangordnung von 10 Ziegenherden bestimmt. Die Hörner erwiesen sich als der Faktor, der den Rang am stärksten bedingt, die Korrelation zwischen Rang und Gewicht bzw. Alter war dagegen in der Regel unbedeutend. Hornlosigkeit der Tiere führt dazu, daß die rangtieferen gegenüber den ranghöheren Herdenmitgliedern geringeren Respekt zeigen. Die Folgen sind fehlende Ausweichdistanz und häufige Kämpfe, in denen sich die bisher unterlegenen Ziegen manchmal durchsetzen können. Dem Anschein nach sind Faktoren wie Aggressivität und Ausdauer im Kampf unter hornlosen Tieren für den Rangplatz am meisten entscheidend. Die Hornlosigkeit bringt Vorteile für die Haltung der Ziegen.

Summary

The social behaviour of domesticated goats

The social ranking in 10 goat herds was determined by registrating the aggressions within the herds. The horns proved to be the factor with the highest influence on the ranking, the correlations between rank and weight or age were generally of little importance. Animals without horns, even when in a higher rank, were treated with less respect by animals lower in rank, this leading to a lack of yielding-distance and thus an increase of fights, in the course of which the goats so far inferior sometimes happen to win. It seems that factors such as aggressiveness and perseverance in the fight have the greatest influence on the ranking of goats without horns. For the handling, hornless goats have certain advantages.

Literatur

COLLIAS, N. E. (1956): The analysis of socialization in sheep and goats. Ecology **37**, 228—239.

GEIST, V. (1968): On the interrelation of external appearance, social behaviour and social structure of mountain sheep. Z. Tierpsychol. **25**, 199—215.

ROSS, S., and SCOTT, J. P. (1949): Relationship between dominance and contral of movement in goats. J. Comp. Physiol. Psychol. **42**, 75—80.

ROSS, S., and BERG, J. (1956): Stability of food dominance relationship in a flock of goats. J. Mammalogy **37**, 129—131.

SAMBRAUS, H. H. (1970): Zur sozialen Rangordnung von Rindern. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. **86**, 240—257.

SCHAFFER, W. M. (1968): Intraspecific combat and the evolution of the Caprini. Evolution **22**, 817—825.

SCOTT, J. P. (1946): Dominance reactions in a small flock of goats. Anat. Rec. **94**, 380—390.

— (1948): Dominance and the frustration-aggression hypothesis. Physiolog. Zoology **21**, 31—39.

STEWART, J. C., and SCOTT, J. P. (1947): Lack of correlation between leadership and dominance relationship in a herd of goats. J. Comp. Physiol. Psychol. **40**, 255—264.

Anschrift des Verfassers: Priv.-Doz. Dr. Dr. H. H. SAMBRAUS, München 22, Königinstraße 12

Beitrag zur Chiropterenfauna der Insel von São Sebastião (Brasilien 23° 50'S / 45° 20'W)

Von PAUL MÜLLER und FLAVIO SILVA

Eingang des Ms. 23. 4. 1971

Die 350 Quadratkilometer große festlandsnahe Insel von São Sebastião (Staat São Paulo, Brasilien) gehört zu einer Gruppe der Südostküste Brasiliens parallel vorgelagerter Inseln, die fast alle innerhalb der 50-Meter-Isobathe liegen und bis zur postglazialen Submergência Alexandrense (Older Peron, Littorina) in landfester Verbindung mit dem brasilianischen Küstengebirge standen (MÜLLER 1968, 1970, MÜLLER und SCHMITHÜSEN 1970). Während in der Küstenebene die ursprünglichen Regenwälder durch den Menschen zerstört wurden und in der vom Menschen geschaffenen Campozone Vogelarten des offenen Geländes neue Biotope fanden, hat sich in dem Regenwaldgebiet der Insel die ursprüngliche Waldfauna in teilweise subspezifisch differenzierten Populationen erhalten können. Die Biota der Insel sind von ausschlaggebender Bedeutung für die Interpretation der glazialen und postglazialen Evolution der südamerikanischen Regenwaldfauna (MÜLLER 1970, 1971).

Die Chiropterenfauna der Insel war bisher nur lückenhaft bekannt. IHERING (1897) und LUEDERWALDT (1929) sammelten Fledermäuse auf der Insel, die zum Teil in den Katalogen von VIEIRA (1942) und CABRERA (1958) erwähnt werden. Bei LUEDERWALDT (1929) werden jedoch auch Exemplare aufgeführt, die auf dem gegenüberliegenden Festland bei São Sebastião gefangen worden sind. Für die Insel selbst werden nur vier Arten *(Molossus abrasus, Tonatia bidens, Anoura geoffroyi* und *Carollia perspicilata)* genannt. Im Rahmen einer Bearbeitung der Vertebratenfauna der Insel durch den erstgenannten Autor 1964/65 (MÜLLER 1966) wurde auch die Chiropterenfauna wieder untersucht. Dabei konnten die Arten: *Lonchoglossa caudifer caudifer, Sturnia lilium lilium, Carollia perspicillata perspicillata, Phyllostomus hastatus hastatus, Artibeus lituratus lituratus, Desmodus rotundus rotundus* und *Myotis nigricans nigricans* nachgewiesen werden. *Molossus abrasus,* den LUEDERWALDT (1929), sowie *Tonatia bidens* und *Anoura geoffroyi,* die VIEIRA (1942) für die Insel erwähnten, konnten jedoch nicht festgestellt werden.

1967 hatten beide Verfasser wieder Gelegenheit, während der Monate August und September auf der Insel Fledermäuse zu sammeln. Wir arbeiteten sowohl in der offenen Küstenebene, in der Nähe von Siedlungen, als auch im Regenwald. Nach unseren Aufsammlungen kommen folgende Fledermausarten auf der Insel von São Sebastião vor (die Nr. geben die Sammlungsnummern an, unter denen die Exemplare in der Biogeographischen Abteilung der Universität des Saarlandes aufbewahrt werden):

Phyllostomidae

1. *Tonatia bidens* (Spix)
   Vampyrus bidens Spix, 1823; Sim. et Vesp. Bras. 64. Terra typica: Baia.
   zit. VIEIRA 1942 p. 293, 1 ♀; leg. Günther; November 1907.
2. *Phyllostomus hastatus hastatus* (Pallas)
   V. hastatus Pallas, 1767; Spicilegia Zoologica 1 (3): 7.

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 225—228

Terra typica restricta: Surinam (Husson 1962)
Nr. 160; leg. P. Müller (Japannetz); März 1965.
(1967 wurden mehrere Exemplare in der Nähe des Elektrizitätswerkes beobachtet).

3. *Lonchoglossa caudifer caudifer* (E. Geoffroy)
Glossophaga caudifer E. Geoffroy, 1818; Mém. Mus. Hist.
Nat. Paris 4: 418. Terra typia: Umgebung von Rio de Janeiro.
Nr. 156—159, 161, leg. P. Müller, Oktober/November 1964.
Nr. 138, 139, 151, leg. E. Böhler, E. und P. Müller, F. Silva (Japannetz), August 1967.
4. *Anoura geoffroyi geoffroyi* (Gray)
Anoura geoffroyi Gray, 1838; Mag. Bot. 2: 490. Terra typica: Rio de Janeiro. zit. Vieira 1942, p. 325, leg. Pinder 1897.
5. *Carollia perspicillata perspicillata* (Linnaeus)
Vespertilio perspicillatus Linnaeus, 1758; Systema Naturae 10 (1): 31.
Terra typica restricta: Surinam (Thomas 1911).
Nr. 93, 132, 134; leg. P. Müller; Oktober/November 1964 (Japannetz).
6. *Sturnira lilium lilium* (E. Geoffroy)
Phyllostoma lilium E. Geoffroy, 1810; Annales Mus. Hist.
Nat. Paris 15: 181—182, 186.
Terra typica restricta: Asuncion (Paraguay, Cabrera 1958).
Nr. 28—35, 86—88, 91, 97—106, 128; leg. E. Böhler, E. und P. Müller, F. Silva, Oktober/November 1964, August 1967 (Japannetz).
7. *Vampyrops lineatus* (E. Geoffroy)
Phyllostoma lineatum Geoffroy, 1810; Ann. Mus. Hist. Nat. Paris 15: 180.
Terra typica: Paraguay.
Nr. 44—47, 49—52; leg. E. Böhler, E. und P. Müller, F. Silva, August/September 1967 (Japannetz).
Erstnachweis für die Insel von São Sebastião.
8. *Artibeus lituratus lituratus* (Olfers)
Phyllostomus lituratus Olfers, 1818; in Eschwege, J. Brasil, 224.
Terra typica: Brasilien.
Nr. 129—131, leg. P. Müller; März 1965.
Nr. 17—20, 49, 51—52, 56, 66, 69, 98, 108—109, 120—123, 126, 127, 140, 154, 192, 300, 323—331, 365—369, leg. E. Böhler, E. und P. Müller, F. Silva, September 1967 (die meisten mit Japannetzen an Mangobäumen).

Desmodidae

9. *Desmodus rotundus rotundus* (E. Geoffroy)
Phyllostoma rotundum E. Geoffroy, 1810; Ann. Mus. Hist.
Nat. Paris 15: 181, 186. Terra typia restricta: Asuncion (Cabrera 1958).
Nr. 62, 53, 54, November 1964, leg. P. Müller.
Nr. 55—59, leg. E. Böhler, E. und P. Müller, F. Silva, September 1967.

Vespertilionidae

10. *Myotis nigricans nigricans* (Schinz)
Vesp. nigricans Schinz, 1821; Das Thierreich 1: 179—180.
Terra typica: Ostküste von Brasilien.
Nr. 127, 147—149, leg. P. Müller, Oktober 1964; 1967 mehrmals beobachtet; (Japannetz und unter überhängenden Felsblöcken).

Molossidae

11. *Molossus abrasus abrasus* (Temminck)
    Dysopes abrasus Temminck, 1827; Mongr. Mammal. 1: 232. Terra typica: Brasil.
    Nr. 120—123, 129, 131, 133, 136, 144, 169, 174, 177, 179, 181—184, 193, leg. E. Böhler, E. und P. Müller, F. Filva, September 1967. (In zwei ausgehöhlten Sapotaceae; in dem einen Baumstamm waren nur ♀, in dem anderen ausnahmslos ♂.)
12. *Molossus rufus* (E. Geoffroy)
    Molossus rufus E. Geoffroy, 1805; Ann. Mus. Terra typica: Südamerika.
    Nr. 173, leg. E. Böhler, E. und P. Müller, F. Silva, September 1967 (in einer ausgehöhlten Sapotacea).
    Erstnachweis für die Insel von São Sebastião.

Sowohl in ihren metrischen als auch in den morphognostischen Merkmalen (Färbung) liegen die Inselexemplare innerhalb der bei Festlandpopulationen bekannten Variationsbreite. Da alle aufgeführten Arten auch in der waldfreien Küstenebene beobachtet oder gefangen wurden, nehmen wir an, daß auch rezent noch Genaustausch über den nur 3,3 km breiten Kanal von São Sebastião mit Festlandpopulationen besteht.

Folgende Arten wurden bei São Sebastião auf dem Festland nachgewiesen, fehlen jedoch auf der Insel:

1. *Peropteryx macrotis macrotis* (Wagner)
2. *Peropteryx kappleri* (Peters)
3. *Diphylla ecaudata* (Spix).

Wegen der Tollwutübertragungsgefahr durch *Desmodus rotundus* werden auf der Insel von São Sebastião wie in vielen Gebieten Brasiliens Vernichtungsaktionen durchgeführt, von denen auch andere Fledermausarten betroffen sind.

Zusammenfassung

In den Jahren 1964/65 (Oktober, November, März) und 1967 (August, September) wurde, im Rahmen einer Bearbeitung der Vertebraten der Insel von São Sebastião, auch die Chiropterenfauna untersucht. Von der Insel waren bis zu diesem Zeitpunkt nur vier Arten bekannt. Nach unserem vorliegenden Belegmaterial kommen 12 Fledermausarten auf der Insel vor: 1. *Tonatia bidens*, 2. *Phyllostomus hastatus hastatus*, 3. *Lonchoglossa caudifer caudifer*, 4. *Anoura geoffroyi geoffroyi*, 5. *Carollia perspicillata perspicillata*, 6. *Sturnira lilium lilium*, 7. *Vampyrops lineatus*, 8. *Artibeus lituratus lituratus*, 9. *Desmodus rotundus rotundus*, 10. *Myotis nigricans nigricans*, 11. *Molossus abrasus abrasus*, 12. *Molossus rufus*.

Summary

Article on Chiropteren fauna of the Isle of São Sebastião (Brazil 23° 50'S/45° 20'W)

In 1964/65 (October, November, March) and 1967 (August, September), the vertebrates of the Isle of São Sebastião have been examined. This examination included a research on the Chiroptera fauna of this island. Up to the time of these examinations, four species had been known from São Sebastião. According to our documented examinations the following 12 species of Chiroptera occur on the Isle of São Sebastião: 1. *Tonatia bidens*, 2. *Phyllostomus hastatus hastatus*, 3. *Lonchoglossa caudifer caudifer*, 4. *Anoura geoffroyi geoffroyi*, 5. *Carollia perspicillata perspicillata*, 6. *Sturnira lilium lilium*, 7. *Vampyrops lineatus*, 8. *Artibeus lituratus lituratus*, 9. *Desmodus rotundus rotundus*, 10. *Myotis nigricans nigricans*, 11. *Molossus abrasus abrasus*, 12. *Molossus rufus*.

Literatur

Cabrera, A. (1958): Catalogo de los mamiferos de America de Sur. Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat., Buenos Aires, **4** (1): 1—307.

Husson, A. M. (1962): The bats of Suriname. Zool. Verhandelingen **58**, Leiden.
Ihering, H. von (1897): A Ilha de São Sebastião. Rev. Mus. Paul. **2**.
Luederwaldt, H. (1929): Resultados de uma excursão scientifica a Ilha de São Sebastião no littoral do Estado de São Paulo e em 1925. Rev. Mus. Paul. **16**, 1—81.
Müller, R. (1966): Studien zur Wirbeltierfauna der Insel von São Sebastião (23°50'S/45°20'W). Inaugural-Dissertation. Saarbrücken.
— (1968): Die Herpetofauna der Insel von São Sebastião (Brasilien). Verl. Saarbr. Zeitung, Saarbrücken.
— (1970): Durch den Menschen bedingte Arealveränderungen brasilianischer Wirbeltiere. Nat. u. Mus. **1**.
— (1970): Vertebratenfaunen brasilianischer Inseln als Indikatoren für glaziale und postglaziale Vegetationsfluktuationen. Verhdl. Dtsch. Zool. Ges. **33**, Würzburg.
— (1971): Die Ausbreitungszentren terrestrischer Vertebraten in der Neotropis (im Druck).
Müller, P., und Schmithüsen, J. (1970): Probleme der Genese südamerikanischer Biota. In: Festschrift für E. Genz, Dtsch. Geographische Forsch. in der Welt von Heute. Verlag F. Hirt, Kiel.
Vieira, C. O. da Cunha (1942): Ensaio Monografico sobre os Quiropteros do Brasil. Arq. Zool. Est. São Paulo **3** (8), 219—471.

Anschriften der Verfasser: Priv. Doz. Dr. Paul Müller, Biogeographische Abteilung der Universität des Saarlandes, 66 Saarbrücken 11 und Dipl. Biol. Flavio Silva, Universidade de Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo, Rio Grande do Sul, Brasilien

Die Gemsen Neuseelands

Von Günther Niethammer[1]

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Eingang des Ms. 24. 5. 1971

1907 wurden 7 aus den Alpen stammende Gemsen (1 ♂, 6 ♀) in Neuseeland am Mt. Cook in Freiheit gesetzt. 60 Jahre später hatten sie sich über die Gebirgskette der Südinsel in einer Länge von 516 km verbreitet, d. h. jährlich 8,6 km an Boden gewonnen. Dies war die Folge einer stürmischen Vermehrung: Nach Christie und Andrews (1965) wurden von 1936 an 68 878 Gemsen durch Regierungsjäger abgeschossen, nach brieflicher Auskunft des New Zealand Forest Service vom 4. 3. 1968 (Director-General A. L. Poole) allein in den 12 Jahren von 1956—1967 53 724. Der staatlich gelenkte Abschuß begann aber schon viel früher, und von 1951 bis 1955 wurden 9358 erlegte Gemsen notiert. Dazu kann man wohl fast ebensoviele hinzufügen, die unkontrolliert von Privatjägern geschossen wurden, so daß man bis 1967 mit einem Gesamtabschuß von über 100 000 Gemsen rechnen kann, d. h. mit einem jährlichen Abschuß, der ungefähr genau so hoch ist wie der Abschuß in allen österreichischen Alpenländern zusammen.

Aus einer solchen raschen Vermehrung und Ausbreitung eines Großsäugers mit nur geringer Fortpflanzungsrate darf man folgern, daß die Lebensbedingungen für ihn sehr günstig sind und die Lebenserwartung entsprechend hoch ist. Bei einer Reduktion der Verluste, die z. B. in den Alpen den Gamsbestand auf gleicher Höhe halten, reichen

[1] Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

freilich 60 Jahre für eine so gewaltige Vermehrung aus, wie eine theoretische Berechnung der Populationszunahme ohne jede Verluste zeigt (Tab. 1). So könnte die neuseeländische Population theoretisch nach 30 Jahren, also im Jahre 1936, auf 100 000 angewachsen sein, und die wirkliche Zahl dürfte nicht allzu weit davon entfernt gewesen sein, da in diesem Jahre das damals zuständige Department of Internal Affairs bereits mit der Bekämpfung der zuvor streng geschützten Gemsen begann (Christie u. Andrews 1965).

Die kleine Gründerpopulation in Neuseeland und die genaue Kenntnis ihrer Herkunft machen es höchst reizvoll, die Nachkommen dieser Neuseeländer Pioniere heute mit der Ausgangspopulation in der Steiermark zu vergleichen. Ziel dieser Arbeit ist es, einen solchen morphologischen Vergleich durchzuführen, wobei ich mich auf den Schädel erwachsener Gemsen beschränke.

Tabelle 1

Theoretische Entwicklung der Gams-Population in Neuseeland (ohne alle Verluste)

Die Ausgangspopulation im Jahre 1907 betrug 1 ♂ und 6 ♀. Annahme: jedes ♀ bringt mit 2 Jahren das erste und mit 12 Jahren das letzte Kitz. Jedes ♀ setzt pro Jahr 1 Kitz (50 % ♂ und 50 % ♀). Das Lebensalter beträgt 20 Jahre (für ♀ und ♂). Jedes Kitz wird 20 Jahre alt. — Unter diesen Voraussetzungen, also ohne jeden Verlust, würde sich die Population wie folgt entwickeln.

Jahr	Zahl	Jahr	Zahl
1907	7	1928	8 952
1908	13	1929	12 212
1909	18	1930	16 656
1910	27	1931	22 514
1911	39	1932	30 982
1912	56	1933	42 248
1913	79	1934	57 610
1914	110	1935	78 556
1915	152	1936	107 014
1916	210	1937	145 954
1917	289	1938	200 982
1918	396	1939	273 310
1919	544	1940	372 912
1920	742	1942	> 500 000
1921	1 012	1944	± 1 000 000
1922	1 380	1952	± 10 000 000
1923	1 880	1960	± 100 000 000
1924	2 620	1968	< 1 000 000 000
1925	3 526		
1926	4 820		
1927	6 550		

Material und Methode

Die in Neuseeland ausgesetzten Gemsen wurden im K. K.-Revier Mürzsteg gefangen. Es bestand für mich keine Möglichkeit, genügend Gemsen aus diesem Revier zum Vergleich mit neuseeländischen Tieren zu erhalten, wohl aber konnte ich in dem 115 km westlich in den Niederen Tauern gelegenen Jagdrevier Kleinalm des Prinzen Coburg in den letzten Jahren 21 erwachsene Gemsen (8 ♂, 13 ♀) mit kompletten Schädeln sammeln, und aus Neuseeland konnte ich mir insgesamt 29 erwachsende Gemsen (11 ♂, 18 ♀) mit vollständigem Schädel verschaffen. Einige verdanke ich der Freundlichkeit von Mr. Chris Christie (Lower Hutt, N.), den größten Teil bezog ich durch die Wildbret-Import-Handlung H. G. Lämmermann in Nürnberg, die nach Auskunft der Fa. British Unicorn Ltd. 1968 etwa 10 Tonnen Neuseeland-Gemsen tiefgefroren nach Deutschland eingeführt hatte.

Wie Sägesser (1967) bei Schweizer Gemsen zeigen konnte, findet bis zum Alter von 3,75 Jahren (Abschluß des Ersatzgebisses)) immer „noch ein Schädelwachstum mindestens in der Achsenrichtung statt." Um ganz sicher zu gehen, wurden deshalb nur Schädel solcher Gemsen verwendet, die mindestens 5 Jahre alt waren. Nur 2 ♀ aus Neuseeland waren erst 4jährig, aber nach allen Schädelmaßen im oberen Größenbereich.

Um bei der Altersbestimmung jeden Fehler tunlichst zu vermeiden, habe ich alle neusee-

Tabelle 2

Schädelmaße (in mm) erwachsener Gemsen aus den Alpen (Kleinalm/Steiermark) und Neuseeland

Es wurden gemessen: 1. Gewicht des trockenen kompletten Schädels mit Unterkiefer in Gramm. 2. Hirnstammbasis, vom Vorderrand des Hinterhauptloches bis zur Basisphenoid-Praesphenoidnaht. 3. Condylobasallänge: Vom oralen Rand des Foramen magnum bis Spitze des Intermaxillare. 4. Parietale: Größte Breite der Hirnkapsel. 5 Jugalbreite: Größte Breite zwischen den Proc. zygomatici des Temporale. 6. Biorbitalbreite: Größte Breite zwischen den Außenrändern der Orbitae. 7. Nasalia-Länge: Größte Länge der Nasalia. 8. Nasalia-Breite: Größte Breite beider Nasalia. 9. Maxillare Zahnreihe: Länge der gesamten Molarenreihe. 10. Palatinum-Schnauzenlänge: Vom Winkel der Palatina bis zur Spitze des Intermaxillare. 11. Nasale Schnauzenlänge: Vom aboralen Ende der Nasalia bis zur Spitze des Intermaxillare. 12. Mandibellänge: Größte Länge vom Hinterrand bis zum Austritt der Zähne. 13. Mandibulare Zahnreihe: Länge der gesamten Molarenreihe. 14. Kruckenhöhe: Vom Schädeldach an gemessen. 15. Auslage: Abstand zwischen beiden Hörnern an deren Kulminationspunkt. 16. Größte Kruckendicke: Durchmesser des Horns (Hornscheide) am Grunde.

n = Anzahl, var = Variationsbreite, $\bar{x}$ = Mittelwert, s = Streuung

	Kleinalm							
	♂				♀			
	n	var	$\bar{x}$	s	n	var	$\bar{x}$	s
Alter der Gemsen	8	5 — 13	8,5	3,12	13	5 — 20	10,4	4,79
1. Gewicht des Schädels	7	251 —315	285,6	26,4	9	177 —239	215,2	23,2
2. Hirnstammbasis	7	40 — 44,6	42,74	1,68	9	41 — 43,8	42,92	0,99
3. Condylobasallänge	8	171 —184	176,4	3,99	13	171 —182	177,1	4,03
4. Parietale	8	58,6— 63,4	60,95	1,62	13	57,6— 63	60,93	1,48
5. Jugalbreite	8	79 — 89	83,70	3,18	13	81,6— 88,5	85,34	2,75
6. Biorbitalbreite	8	95 —109,5	102,6	4,19	13	96 —104,3	100,3	2,83
7. Nasalia-Länge	8	55,6— 71,3	63,16	5,37	13	49 — 61	58,66	4,54
8. Nasalia-Breite	8	17,3— 21,5	19,36	1,20	13	17,5— 24,1	19,18	1,86
9. Maxillare Zahnreihe	8	49,5— 56,5	53,46	2,31	13	51,4— 57	53,71	2,16
10. Palatinum-Schnauzenlänge	8	101,5—109,5	104,8	3,07	13	99 —108,3	104,9	3,08
11. Nasale Schnauzenlänge	8	109,2—120,3	115,0	4,27	13	103 —115	111,2	4,12
12. Mandibellänge	8	144 —153	147,6	4,31	13	140 —153	150,2	3,83
13. Mandibulare Zahnreihe	8	53,5— 60	56,40	2,49	13	51,6— 59	56,37	2,04
14. Kruckenhöhe	13	124 —161	140,8	13,0	16	114 —180	132,8	17,0
15. Auslage	14	62 —107	81,6	13,45	10	31 —111	68,5	23,34
16. Kruckendicke	14	22 — 27	25,0	1,57	15	16,5— 22,4	19,5	1,78

	Neuseeland							
	♂				♀			
	n	var	x̄	s	n	var	x̄	s
Alter der Gemsen	11	5 — 13	7,73	2,33	18	4 — 11	7,44	2,73
1. Gewicht des Schädels	6	287 —360	320,0	30,1	11	193 —329	266,0	34,7
2. Hirnstammbasis	8	44,5— 44,7	45,71	1,22	14	41,5— 45,7	43,37	1,26
3. Condylobasallänge	10	180 —195	187,9	5,42	13	171 —191	180,2	6,38
4. Parietale	11	61 — 69	63,79	2,17	18	58 — 62,5	60,47	1,23
5. Jugalbreite	9	83 — 91	86,32	2,67	17	78,6— 89	83,28	2,71
6. Biorbitalbreite	11	100 —113	107,1	3,71	18	94 —105,5	100,7	3,69
7. Nasalia-Länge	9	49 — 63	58,11	5,94	13	44 — 59,5	52,73	4,59
8. Nasalia-Breite	9	18,5— 25,4	21,60	2,02	9	17,5— 25	20,84	2,27
9. Maxillare Zahnreihe	11	51 — 62	57,70	3,33	18	53 — 60	56,16	2,46
10. Palatinum-Schnauzenlänge	11	103,5—116,5	108,3	4,26	15	98,6—112	104,3	4,35
11. Nasale Schnauzenlänge	11	99 —124,5	114,7	8,08	14	102 —117	109,1	5,59
12. Mandibellänge	9	150 —165	158,2	4,55	15	147 —163	155,0	4,81
13. Mandibulare Zahnreihe	9	55 — 62	59,38	2,47	15	53,5— 63	59,23	2,79
14. Kruckenhöhe	11	123 —164	147,1	10,02	19	112 —172	143,0	12,7
15. Auslage	8	64 —136	90,6	27,34	13	43,5—125	88,3	22,6
16. Kruckendicke	9	24,5— 29	26,8	1,32	17	20 — 25	22,2	1,55

ländischen Gamsköpfe 4 erfahrenen steirischen Jägern, den Herren Danklmaier, Loregger, Mairhofer und Oberförster Glaser, vorgelegt, die unabhängig voneinander, aber fast völlig übereinstimmend das Alter (und bei jungen Exemplaren auch das Geschlecht) bestimmten. Für ihre freundliche Hilfe danke ich ihnen herzlich. Sehr zu Dank verpflichtet bin ich auch Herrn Prof. Dr. A. Keil, Gießen, für seine Hilfe bei der Beurteilung der Zahnanomalien.

Die Maße der Gemsen aus Kleinalm habe ich bereits 1967 bekannt gegeben. Ich benutze deshalb hier die gleichen Meßstrecken, die auf Miller (1912), Couturier (1938) und Dolan (1963) zurückgehen, zuzüglich die sogenannte Hirnstammbasis, die sich bei den Untersuchungen Sägessers als aufschlußreich für einen Vergleich erwiesen hat. Außerdem habe ich noch die Auslage der Krucken angeführt, um deren Variabilität zu kennzeichnen, sowie das Trockengewicht des Schädels und den Durchmesser eines Hornes als Anhalt für Größe und Geschlechtsunterschiede der Tiere. Freilich wird das Schädelgewicht vom Trockenzustand, der von der Dauer des Lagerns abhängig ist, beeinflußt, und deshalb eignet es sich nur bedingt zu einem Vergleich.

Ergebnis

Schädelknochen und Hörner

Wie Tabelle 2 und 3 zeigen, sind ♂ aus Neuseeland größer als solche aus Kleinalm. Der Unterschied läßt sich bei den in Tab. 3 aufgeführten Maßen sehr gut bzw. gut sichern. Dagegen ist ein solcher Unterschied bei den ♀ beider Herkünfte nicht nachweisbar, obwohl die Vergleichsserien größer waren (31 ♀; 19 ♂). Entsprechend ist auch nur bei neuseeländischen Gemsen ein Geschlechtsdimorphismus der Schädelmaße statistisch zu sichern. ♂ und ♀ aus Kleinalm unterscheiden sich nicht in den Maßen 2 bis 13 der Tabelle 2,

Tabelle 3

Signifikanzprüfung (t-Test) der in Tabelle 1 untersuchten Schädelmaße

Es wurden Gemsen aus Neuseeland mit solchen aus der Steiermark (in Spalte 1 die ♂, in Spalte 2 die ♀) verglichen sowie ♂ mit ♀ der neuseeländischen Gemsen (in Spalte 3).
+ = p = 0,02—0,001; (+) = p = 0,1—0,03; ((+)) = p = 0,2—0,1; — = p > 0,2
Im Gegensatz zu neuseeländischen Gemsen ist bei steirischen Gemsen kein Geschlechtsunterschied nachweisbar.

	Neuseeland — Kleinalm		Neuseeland
	♂♂	♀♀	♂♀
Hirnstammbasis	+	—	+
Condylobasallänge	+	—	+
Parietale	+	—	+
Jugalbreite	(+)	(—)	(+)
Biorbitalbreite	(+)	—	+
Maxillare Zahnreihe	+	+	—
Palatinum-Schnauzenlänge	(+)	—	(+)
Mandibellänge	+	+	((+))
Mandibulare Zahnreihe	(+)	+	—
Gewicht	(+)	+	+

wohl aber im Gewicht des Schädels und in der Größe der Hörner. Diese ist bei ♂ und ♀ sehr deutlich verschieden; sie kommt weniger in der Höhe als in der Dicke der Krucken zum Ausdruck, und deshalb habe ich in Spalte 16 der Tabelle 2 den Durchmesser (mit der Schublehre ermittelt) angeführt. ♂ und ♀ sind höchst gesichert verschieden, wenn auch mitunter starke ♀ Hörner haben, die im unteren Variationsbereich der ♂ liegen. Ich habe die Mächtigkeit der Hörner auch durch das Gewicht der Hornscheiden[2] dargestellt, allerdings konnte ich nur bei wenigen Schädeln die Hornscheide vom Stirnzapfen lösen und wiegen; das Ergebnis zeigt die folgende Zusammenstellung (Gewicht *einer* Hornscheide in g):

Kleinalm	Neuseeland
(3 ♂) 24—34	(4 ♂) 21 —30
(3 ♀) 17—20,2	(4 ♀) 12,7—22

Rechte und linke Hornscheide waren im Gewicht gleich bzw. nur ganz geringfügig unterschieden. Sägesser (1967) hat an schweizerischen Gemsen bei ♂ und ♀ festgestellt, daß das linke Horn signifikant länger als das rechte ist. Ich habe nicht die Länge, wohl aber die Höhe beider Hörner bei steirischen und neuseeländischen Gemsen verglichen und diesen Unterschied nicht bestätigen können. Bei 30 erwachsenen Gemsen (♂ ♀) waren die Hörner 15mal gleich hoch, 9mal war das rechte, 6mal das linke Horn höher. Der Unterschied ist nicht zu sichern. Das Gehörn der Gemse ist also nicht rechts-links-verschieden (monostroph). Auch Ludwig (1932) kennt keine morphologischen Unterschiede zwischen beiden Seiten des Gehörnes.

Das Alter hat auf das Gewicht der Hornscheide relativ wenig Einfluß. So wog die Hornscheide eines Bockes von knapp 3 Jahren 29,2 g, dagegen die eines 4jährigen erst 22,5 g; bei einem ♀ von 3 Jahren wog sie 22 g, bei einem andern von 16 Jahren nur 20,2 g.

[2] Die Hornscheide sitzt dem Knochenzapfen bis zu dessen Spitze unmittelbar auf, wie es die Abbildungen bei Knaus (p. 40 und 41) zeigen, sie bildet also unter dem Knochenzapfen keinen Hohlraum, wie dies bei Schumacher — v. Marienfrid (p. 69) schematisch dargestellt ist.



Abb. 1. Horn und Knochenzapfen der Gemse im Längsschnitt (an neuseeländischen Gemsen). Der Hohlraum am Grunde des Knochenzapfens ist mit Tusche umrandet. Links schwacher Bock von 10 Jahren und starke Gaiß von 9 Jahren, rechts starker Bock und schwache Gaiß von jeweils 6 Jahren. Geschlechtsunterschied auch im linken Vergleich noch deutlich.

Dieselben starken Geschlechts-Unterschiede wie an den Hornscheiden sind auch am Stirnzapfen, denen die Schläuche aufsitzen, festzustellen (Abb. 1). Man sollte meinen, daß der sexuelle Dimorphismus, der an den Hörnern der Gemse so deutlich ist, wie es Abb. 1 zeigt, auch an den Schädelmaßen nachweisbar sein sollte. Das aber ist bei meiner Serie aus Kleinalm nicht der Fall. Freilich ist das Gewicht der Schädel von ♂ und ♀ auch bei dieser Serie signifikant verschieden, und es ist auch eine Korrelation zwischen Horndicke und Schädelgewicht vorhanden. Dies erlaubt die Schlußfolgerung, daß der Schädelknochen beim ♂ mindestens dort, wo die Hörner aufsitzen, kräftiger, also dicker ist. Man sieht das auch sehr deutlich, wenn man den Knochen zwischen den Hörnern im Verlauf der Schädelnaht aufsägt. Bei den beiden ♂ der Abb. 1 war der Knochen hier 5,3 und 6,7 mm, bei den ♀ nur 1,3 und 2,1 mm dick. Der Knochenzapfen selbst ist im Grunde bei ♂ und ♀ weitgehend hohl (s. Abb. 1). Die Schädelwand ist hier nicht von gleichmäßiger Stärke, aber doch beim ♂ im Durchschnitt dicker, nämlich bei 3 ♂ 1,2 bis 2,3 mm, bei 3 ♀ nur 0,9 bis 1,9 mm.

Bei der Altersbestimmung der neuseeländischen Gemsen erklärten die steirischen Jäger, daß die Jahresringe im allgemeinen nicht so deutlich zu erkennen seien wie bei den Gemsen aus den Alpen. Dies schien mir in Anbetracht des jahreszeitlich ausgeglicheneren Klimas Neuseelands plausibel. Genauere Untersuchungen haben aber keine Abweichungen im Hornwachstum neuseeländischer Gemsen erweisen können: Auch in Neuseeland wird das Hornwachstum im (südlichen) Winter unterbrochen, und die Jahresringe lassen einen Zuwachs erkennen, der dem der steirischen Gemsen entspricht.

Zähne

a. Abnutzung

Sehr auffallend ist, daß die Zähne der meisten neuseeländischen Gemsen viel mehr abgenutzt sind als bei gleichalten steirischen Tieren. Zum Vergleich liegen mir aus

Kleinalm 4 ♂ im Alter von 10, 10, 11 und 13 Jahren vor, aus Neuseeland 4 ♂ im Alter von jeweils 10 Jahren. 3 der letzteren (Nr. 346, 349 und 378) sind weit mehr abgekaut als alle 4 recht einheitlichen Kleinalmer, das vierte (Nr. 360) freilich hat im schroffen Gegenseatz zu den 3 anderen geradezu ein Jugendgebiß, das einem 5jährigen Bock aus Kleinalm gleicht. Die Abnützung des Gebisses ist bei den 3 erstgenannten neuseeländischen Böcken an allen Molaren und Praemolaren oben und unten ebenso fortgeschritten wie an den Schneidezähnen (3 + Eckzahn) des Unterkiefers, die nur noch als kurze Stümpfe erhalten sind, wogegen sogar der 13jährige Kleinalm-Bock noch richtige „Schneide"zähne hat, die noch 13 mm (bei den 3 Neuseeländern nur 7 bis 8 mm) über den Knochen ragen. Die Abnutzung ist jedenfalls an den Schneidezähnen besonders stark, denn selbst bei 17- und 20jährigen Gemsen aus der Steiermark sind sie noch keineswegs zu so kurzen Stümpfen abgekaut wie bei vielen 10- bis 11jährigen neuseeländischen Gemsen.

Auch bei den meisten ♀ aus Neuseeland haben sich die Zähne stärker abgenutzt als in der Steiermark. Ein ♀ von 11 Jahren übertrifft im Grade der Zahnabnutzung bei weitem 2 steirische ♀, die 6 Jahre älter, nämlich 17 Jahre alt sind. Es ist vergleichbar nur einem 20jährigen steirischen ♀ meiner Sammlung. Entsprechend hat ein erst 6jähriges ♀ aus Neuseeland (Nr. 351) Zähne im Oberkiefer, die genauso weit abgeschliffen sind wie bei 17jährigen ♀ aus Kleinalm. Doch auch bei den ♀ ist die Zahnabnutzung innerhalb Neuseelands offenbar ganz verschieden. Das beweisen ein 11jähriges und ein 9jähriges ♀ (Nr. 356 und 359), deren Zahnabnutzung nach europäischen Begriffen als durchaus normal bezeichnet werden könnte.

Aus dem Vergleich folgt, daß in Neuseeland Gemsen ihre Zähne ganz verschieden schnell abkauen und daß die Abnutzung des Gebisses meist viel rascher fortschreitet als bei Gemsen in der Steiermark.

b. Anomalien

Bei neuseeländischen Gemsen sind häufig Unregelmäßigkeiten im Gebiß zu beobachten, die z. T. rein äußerlicher Natur, nämlich die Folge von Erkrankungen am Kiefer zu sein scheinen. So sind bei 3 Tieren (Nr. 355, 358, 377) bullöse Ausbuchtungen der Zahnwurzel am Unterkiefer, bei 4 anderen Veränderungen am Oberkiefer festzustellen und zwar derart, daß durch eine Art Knochenfraß die Zahnwurzeln teilweise freigelegt wurden. Diese Erscheinung findet sich auch bei einer steirischen Gams. Bei ♀ Nr. 377 (5jährige Geiß) ist P 3 an der Stelle der Knochenwucherung ausgefallen.

Als weitere pathologische Erscheinung ist ungleichmäßige Abnutzung der Backenzahnreihe zu nennen, die zu einem Treppengebiß führt. Herr Prof. Klein, dem ein neuseeländischer Gamskopf mit solchem Gebiß vorlag, schrieb mir, daß dies auch beim Reh vorkomme.

Nicht eben selten fehlen einzelne und sogar mehrere Zähne bei neuseeländischen Gemsen. Bei einem ♀ (11 Jahre alt, Nr. 356) fehlen im Oberkiefer 4 Zähne, nämlich symmetrisch rechts und links P3 und M1. Es ist keinerlei Wurzelhöhle angedeutet. Im Unterkiefer ist M1 ohne Widerlager verlängert, P3 und P2 sind nach hinten gekrümmt und verkleinern so die Lücke. Bei einem anderen ♀ (8 Jahre alt, Nr. 364) fehlen links oben M1 und M2. In diese Lücke ragt M2 des Unterkiefers, der entsprechend verlängert ist. Bei dem 5jährigen ♀ Nr. 377, das schon mit Knochenwucherungen am Unterkiefer erwähnt wurde (s. o.), fehlt oben links P3, beim 11jährigen ♀ Nr. 355 links unten P2 und beim 8jährigen ♀ Nr. 358, dessen rechter Unterkieferast bei M2 und M3 eine bullöse Auftreibung zeigt (s. o.), fehlt im linken Unterkiefer P3. Herr Prof. A. Keil stellte freundlicherweise eine Röntgen-Aufnahme her (Abb. 2) und schrieb mir, daß es sich wahrscheinlich um eine primäre Hypodontie handele, d. h., daß keine Zahnanlage vorhanden gewesen sei. „Dieses Fehlen ist bei anderen Paarhufern, so beim einheimischen Reh bekannt. Es ist möglicherweise erblich. Über die Häufigkeit des

Merkmales fehlen in der Literatur meines Wissens nähere Angaben, auch für alpine Gemsen."

An den Schneidezähnen zeigen neuseeländische Gemsen ebenfalls Anomalien in Bau und Anordnung: So ist bei Nr. 349 (10 Jahre) auf der linken Seite und bei Nr. 379 (5 Jahre) auf der rechten Seite je ein Schneidezahn nach hinten versetzt. Herr Prof. KEIL untersuchte Nr. 349 und gab brieflich folgende Erklärung: „Die kulissenartige Verlagerung des 2. (?) Schneidezahnes nach hinten ist wahrscheinlich so zu begründen, daß der 1. und 3. Schneidezahn früher durchgebrochen sind als I2. Somit fehlte für I2 ein genügend großer Raum zwischen 1 und 3. Daraufhin suchte er sich einen Platz hinter diesen, auf der lingualen Seite."



Abb. 2. Röntgen-Aufnahme des Unterkiefers einer 8jährigen neuseeländischen Gemse (♀ Nr. 358). Oben linke Seite mit fehlenden P 3 (Aufnahme: A. KEIL)

Der Vergleich von neuseeländischen und steirischen Gemsen zeigt einen wesentlich höheren Anteil von Zahnanomalien bei den ersteren. Diese Anomalien bestehen im Verlust eines oder mehrerer Mahlzähne und in der Versetzung von Schneidezähnen.

Diskussion

Zunächst sei darauf hingewiesen, daß die Form der Nasalia (Länge und Breite) bei den Gemsen sehr stark und ganz unabhängig von der Größe des Schädels variiert und deshalb sowohl diese Maße als auch die „Nasale Schnauzenlänge", die ja von der Länge der Nasalia mit bestimmt wird, bei der Signifikanzprüfung unberücksichtigt blieben. Der signifikante Unterschied der aus allen anderen Schädelmaßen errechneten Mittelwerte zwischen den ♂ der neuseeländischen und steirischen Gemsen drückt m. E. eine modifikatorisch oder erblich bedingte Größenzunahme der Gemsen in Neuseeland aus, denn das Alter ist bei beiden Serien ungefähr gleich, die Vorfahren der Neuseeländer stammen ganz aus der Nähe meiner Vergleichsserie, und die Maxima sind bei beiden Serien ebenso verschieden wie die Mittelwerte. Wie aber ist es zu erklären, daß nur die ♂, nicht aber die ♀ in Neuseeland größer geworden sind? Freilich ist das Lebensalter bei den steirischen Gemsen im Durchschnitt 3 Jahre höher, aber das Schädelwachstum ist ja schon mit 5 Jahren abgeschlossen und deshalb könnte das Alter nur für die Länge der Hörner von Bedeutung sein. Statt einer zu erwartenden um etwa 6 mm (3 × 2) größeren „Kruckenhöhe" ist sie bei den steirischen Gemsen aber gut 10 mm kleiner! Man muß also die Größengleichheit in den Schädelmaßen der ♀ als ebenso real betrachten wie den Unterschied bei den ♂, d. h. es hat sich bei den Gemsen in Neuseeland der *Geschlechtsdimorphismus* durch die Schädelmaße *verstärkt*, oder anders ausgedrückt:

Neuseeländische Gemsen unterscheiden sich von alpenländischen, d. h. von ihren Ausgangspopulationen, durch größeren Geschlechtsdimorphismus. Daß eine solche Entwicklung möglich ist, zeigen Säugetiere, bei denen der Grad des Sexualdimorphismus geographisch variiert. Ein schönes Beispiel hierfür bringt SCHMIDLY (1971) für texanische *Dipodomys ordii:* Bei den nördlichen Populationen ideser Art sind die ♀ größer als die ♂, bei den südlichen ist es umgekehrt.

Ähnliches ist bei den amerikanischen Hasen *Lepus californicus* und *L. americanus* nachgewiesen, bei denen einige Populationen einen Geschlechtsdimorphismus im Gewicht der adulten Tiere haben, andere Populationen aber nicht. Das trifft offenbar auch für unseren europäischen, in Neuseeland eingebürgerten Hasen *(L. europaeus)* zu: in Neuseeland sind die ♀ in allen Jahreszeiten signifikant schwerer als die ♂, in Europa aber sind nach neuesten Untersuchungen ♂ und ♀ gleich schwer (FLUX 1967).

Auch bei Haustieren sind neu auftretende sexualdifferente Merkmale bekannt: Bei der Stammutter unserer Haustaube, der Felsentaube, gleichen sich ♂ und ♀ in der Färbung. Dies ist auch bei den meisten Haustaubenrassen der Fall, jedoch gibt es Ausnahmen, die LEVI (1957) "auto-sexing type" of Pigeon genannt hat: "In such a stock, the females are light ash-red in color and the males almost pure white." In Syrien wurde schon seit Jahrhunderten eine Haustaubenrasse gezüchtet, deren ♂ und ♀ ganz verschieden gefärbt sind. Die ♂ („Abrush" genannt) sind weiß, die ♀ („Reehami" genannt) haben grauen Kopf und Schwanz mit schwarzer Binde sowie dunkle Flügelbinden.

Nach HÜCKINGHAUS (1965) haben die ♂ von Hauskaninchen einen schwächer abgeknickten Zwischenkiefer als die ♀. Dieser Geschlechtsdimorphismus besteht jedoch nicht beim Wildkaninchen. Nach BOHLKEN (1964) hat sich bei den Rindern in der Domestikation der Sexualdimorphismus vermindert, und dasselbe stellte SOSSINKA (1970) beim domestizierten Zebrafinken in bezug auf Flügellänge und Schnabelbreite fest, wobei freilich „das Gewicht eine (schwache) Entwicklung zur Vergrößerung der Unterschiede zwischen den Geschlechtern andeutet" (briefl. Mitt.). Die Steigerung des Geschlechtsdimorphismus bei den neuseeländischen Gemsen mag eine genetische Grundlage haben, sie kann aber auch rein modifikatorisch verursacht sein, wenn Umweltfaktoren in verschiedener Weise auf ♂ und ♀ einwirken, wie das bei Gemsen durchaus der Fall sein kann.

Die bei vielen neuseeländischen Gemsen viel stärkere Zahnabnutzung läßt natürlich auf härtere Nahrung schließen. Daß die Zähne aber nicht bei allen Gemsen so stark abgekaut worden sind, deutet wiederum auf große Unterschiede der Nahrung hin. Auffallende Unterschiede in Zahnabnutzung und Zahnanomalien fand RUDGE (1970) auch beim Vergleich verwilderter Hausziegen der Nordinsel Neuseelands mit solchen von Macauley Island, einer Insel der Kermadec-Gruppe. Deshalb sei darauf verwiesen, daß die Ausbreitung und Vermehrung der Gams nördlich des Aussetzungsortes am Mt. Cook viel größere Fortschritte gemacht haben als südlich davon, nach CHRISTIE (1967) eine Folge günstigerer Sommertemperaturen und reichlicherer Nahrungsquellen. Jedenfalls sind gerade die Zähne in Neuseeland anderen Einflüssen ausgesetzt als in den Alpen, und damit in Zusammenhang dürfte die höhere Rate an Zahnanomalien stehen, ein Phänomen, das auch bei den in Neuseeland eingebürgerten Igeln (J. NIETHAMMER 1969) und Hasen (FLUX, nach briefl. Mitt. von Frau Dr. ANGERMANN) beobachtet worden ist[3]).

Wenn auch dieser Vergleich nur den Schädel der Gemsen berücksichtigte, so hat er doch gezeigt, daß aus einer kleinen Gründerpopulation europäischer Gemsen auf Neuseeland ein halbes Jahrhundert später bei überaus starker Vermehrung eine Population hervorgegangen ist, die im männlichen Geschlecht signifikant größere Schädel hat und

[3] Unter 21 von mir in Neuseeland gesammelten Hasenschädeln fand Frau Dr. ANGERMANN in einem Fall als recht seltene Anomalie „p^2 und p^3 in beiden Kieferhälften verwachsen."

deren ♂ und ♀ sich durch größere Variabilität im Zahnbau auszeichnen. Kleine Ausgangspopulationen und starke Vermehrung stehen auch am Beginn der Domestikation von Wildtieren. Dabei ist, wie HERRE und RÖHRS (1971) auseinandersetzen, „mit Genumkombinationen zu rechnen, die sich in Gestaltsveränderungen bemerkbar machen können."

Auch der Thar *(Hemitragus jemlahicus)* wurde zu Anfang des Jahrhunderts in nur wenigen Tieren auf der Südinsel Neuseelands eingebürgert. Nach CAUGHLEY (1970) wurden nur 13 ausgesetzt, die noch dazu aus einer kleinen Herde des Herzogs von Bedford in Woburn Park stammten. Zwar hat der Thar sich ebenfalls sehr stark vermehrt und dabei 1400 Quadratmeilen besetzt, aber seine Ausbreitung mit einem Jahresdurchschnitt von 2 bis 3 Meilen erfolgte noch nicht einmal halb so rasch wie die der Gemse. Gerade diese schnelle Ausbreitung der Gemse macht es wünschenswert zu prüfen, ob nicht inzwischen innerhalb Neuseelands eine subspezifische Differenzierung erfolgt ist, wie dies PIETSCH (1970) jüngst am Schädel europäischer Bisamratten nachweisen konnte.

Außer bei Gemse und Igel wurden auch beim Kaninchen Neuseelands morphologische Veränderungen festgestellt und zwar auf vorgelagerten Inseln, deren Populationen sich in Größe und Färbung unterscheiden lassen (TAYLOR 1965, zit. bei WODZICKI 1965).

Im Gegensatz zu Säugetieren konnten bei den aus Europa erfolgreich in Neuseeland eingebürgerten Vögeln (13 Arten von Singvögeln sowie der Steinkauz) keinerlei morphologische Veränderungen gegenüber ihren europäischen bzw. englischen Vorfahren ermittelt werden (G. NIETHAMMER 1971).

Zusammenfassung

Schädel von 29 erwachsenen neuseeländischen Gemsen wurden mit solchen einer steirischen Ausgangspopulation 50 Jahre nach der Trennung verglichen (Tab. 2).

Die ♂ aus Neuseeland haben signifikant größere Schädel als die steirischen Gemsböcke (Tab. 3). Bei den ♀ ist hingegen kein Unterschied in den Schädelmaßen beider Herkünfte nachweisbar.

Neuseeländische Gemsen zeichnen sich in beiden Geschlechtern durch erhöhte Variabilität im Zahnbau vor steirischen Gemsen aus. Auch die Zahnabnutzung ist sehr viel unterschiedlicher bei neuseeländischen als bei steirischen Gemsen; im allgemeinen sind die Zähne der Gemsen in Neuseeland einem höheren Verschleiß ausgesetzt als in der Steiermark.

Summary

The chamois from New Zealand

Skulls of 29 adult chamois from New Zealand have been compared with skulls from Styria, 50 years after they had been brought to New Zealand and thus were isolated from their ancestral stock.

Skulls of males from New Zealand are significantly larger than those of males from Styria, whereas in females no difference in skull measurements between animals from the two different localities could be found.

Both sexes of New Zealand chamois show a greater dental variability than Styrian animals. Moreover, wear of the teeth is much more variable in chamois from New Zealand than in those from Styria; generally, they appear to be exposed to heavier wear in New Zealand than in Styria.

Literatur

BOHLKEN, H. (1964): Vergleichende Untersuchungen an den Schädeln wilder und domestizierter Rinder. Z. wiss. Zool. **170**, 323—418.

CAUGHLEY, H. (1970): Liberation, Dispersal and Distribution of Himalayan Thar *(Hemitragus jemlahicus)* in New Zealand. N. Z. Jl. Sci. **13**, 220—239.

Christie, A. H. C. (1967): The Sensitivity of Chamois and Red Deer to Temperature Fluctuations. Proc. N. Z. Ecol. Soc. **14**, 34—39.
Christie, A. H. C., and Andrews, J. R. H. (1965): Introduced Ungulates in New Zealand. Tuatara **13**, 105—111.
Dolan, J. M. (1963): Beitrag zur systematischen Gliederung des Tribus Rupicaprini Simpson, 1945. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **1**, 311—407.
Flux, E. C. (1967): Reproduction and Body Weights of the Hare, *Lepus europaeus* Pallas, in New Zealand. N. Z. H. Sci. **10**, 357—401.
Fuschlberger, H. (1939): Das Gamsbuch. F. C. Mayer, München.
Herre, W., und Röhrs, M. (1971): Domestikation und Stammesgeschichte. In: Heberer, die Evolution der Organismen II, p. 29—174.
Hückinghaus, F. (1965): Präbasiale und prämaxillare Kyphose bei Wild- und Hauskaninchen. Z. wiss. Zool. **171**, 169—182.
Keil, A. (1966): Grundzüge der Odontologie. Borntraeger, Berlin.
Knaus, W. (1960): Das Gamswild. Paul Parey, Hamburg und Berlin.
Levi, W. M. (1957): The Pigeon. Levi Publishing Co., Inc., Sumter, S. C.
Miller, F. L., and Tessier, G. D. (1971): Dental Anomalies in Caribou, *Rangifer tarandus*. J. Mamm. **52**, 164—174.
Niethammer, G. (1967): Die Kohlgams der Alpen. Z. Jagdwiss. **13**, 1—23.
— (1971): Zur Taxonomie europäischer, in Neuseeland eingebürgerter Vögel. J. Orn. **112**, 202—226.
Niethammer, J. (1969): Die Igel Neuseelands. Zool. Anz. **183**, 152—155.
Pietsch M. (1970): Vergleichende Untersuchungen an Schädeln nordamerikanischer und europäischer Bisamratten *(Ondatra zibethicus* L. 1766). Z. Säugetierkunde **35**, 257—288.
Rudge, M. R. (1970): Dental and periodental abnormities in two populations of feral goats *(Capra hircus L.)* in New Zealand. N. Z. Jl Sci. **13**, 260—267.
Sägesser, H. (1967): Über die Schädelproportionen einer Gemspopulation aus dem Augstmatthorngebiet. Jahrb. Naturhist. Mus. Bern 1963—1965, 204—221.
Schmidly, D. J. (1971): Population Variation in *Dipodomys ordii* from Western Texas. J. Mamm. **52**, 108—120.
Schumacher von Marienfrid, S. (1939): Jagd und Biologie. Julius Springer, Berlin.
Sossinka, R. (1970): Domestikationserscheinungen beim Zebrafinken *Taeniopygia guttata castanotis* (Gould). Zool Jb. Syst. **97**, 455—521.
Wodzicki, K. (1965): The Status of Some Exotic Vertebrates in the Ecology of New Zealand. The Genetics of Colonizing Species, New York, 425—460.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. G. Niethammer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, 53 Bonn 1, Adenauerallee 150—164

Species Characters in Rhinoceros Horns

By Colin P. Groves

Duckworth Laboratory of Physical Anthropology, University of Cambridge

Receipt of Ms. 16. 5. 1971

The rhinoceros owes its name to the horn, or horns, on its nose. This most prominent distinguishing feature has led to the near extinction of four of the five living species due to a hang-over modern times of mediaeval superstitions about the horn's supposed medicinal and aphrodisiae properties. These superstitions, both in Europe and in the Orient, are described by Sody (1959) and by Guggisberg (1966): the latter also stresses the fact that — just in case verification were need — all the supposed properties have been experimentally disproved.

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 238—252

The exact structure of the horn is still dubious. Ryder (1962) described its microscopic appearance, showing that it is comparable but not identical to other types of horn, differing mainly in its entirely filamentous nature with little interfilamentous substance, and in having no bore core. Bigalke (1945) mentions an inner and an outer set of fibres in the regenerating horn of a Black Rhinoceros, but Ryder says nothing of this. It seems that more investigation, not necessarily microscopic, is needed.

The ontogeny of the horn has been reconstructed by Neuville (1927), based on the examination of several juvenile specimens in the Paris Museum. The horn develops by a raising of the epidermis on the snout, the soarse-grained nature of the skin becoming gradually smoothed out. A second smooth epidermal field begins to develop a short distance behind the first, and in three of the five species this becomes a second (frontal) horn; but not in the other two species, except as an anomaly (Hill 1958).

With the realisation that the form of the horns varies enormously within a single species, and the rejection of such bogus "species" as *Rhinoceros keitloa, R. oswellii, R. crossii* and *R. holmwoodi,* all based on oddities of horn development, it has become customary to assume that this variability renders it impossible to distinguish one species from another by this means. It is the purpose of this paper to examine to what extent this is true: whether in fact any of the five species does develop a characteristic form of horn, what variations occur within a species, and to what extent the manner of use alters the shape of a horn.

Material and Methods

A large number of rhinoceros horns are housed in the British Museum (Natural History); most of these are in the Osteology Room of the Mammal Section, but some are stored elsewhere. Many are separate; others are attached to mounted heads or complete skins. The specimens concerned were obtained in three ways: some were collected for scientific purposes, and so might be considered „average" specimens; some were trophies, so that the horns would in general be larger than average for the species concerned; and some are from individuals that died in captivity, and so may be considered abnormal in quite a different respect. The first two groups are difficult to disentangle, and will be considered together here; only in size would the „trophy" group be really atypical.

A rhinoceros horn may be conveniently considered to consist of two parts, generally fairly well delimited: the base and the stem. The base is broadened, and its transition to the stem is generally marked by a noticeable and rather sudden slimming; the stem then tapers gradually to the tip. Additionally, the stem is smooth, while the base is either longitudinally corrugated (in Asiatic rhinos) or frayed (in the African species). To what extent this distinction is due to different modes of wear is uncertain, but clearly distinguishable basal and stem portion are visible in quite young animals.

In wild specimens the horn is coloured like the body, dark grey or even black, darker on the stem than on the base, darker in Asiatic rhinos, and darker in adults than in juveniles. It may be supposed that at least some of this dark colouration may be due to ingrained dirt.

The following measurements were taken on each horn studied: length of horn, antero-posterior and transverse breadths, and height of the basal portion, and antero-posterior and transverse breadths, of the stem where it emerges from the base. For reasons explained above, these measurements are not difficult to take with a fair degree of accuracy and objectivity; only in some specimens of *Dicerorhinus sumatrensis* is the emergence of the horn from the snout so gradual as to make the basal measurements somewhat difficult to assess.

Subfamilial and Generic Differences

It has already been pointed out that whether the base is frayed or grooved it tends to discriminate very regularly between African and Asiatic rhinos, i. e. between the subfamilies Dicerotinae and Rhinocerotinae (in the sense of Pocock 1945). The basal part is also much higher in the Dicerotinae (figs. 1, 2), narrowing more suddenly to the stem, and broader (fig. 3).

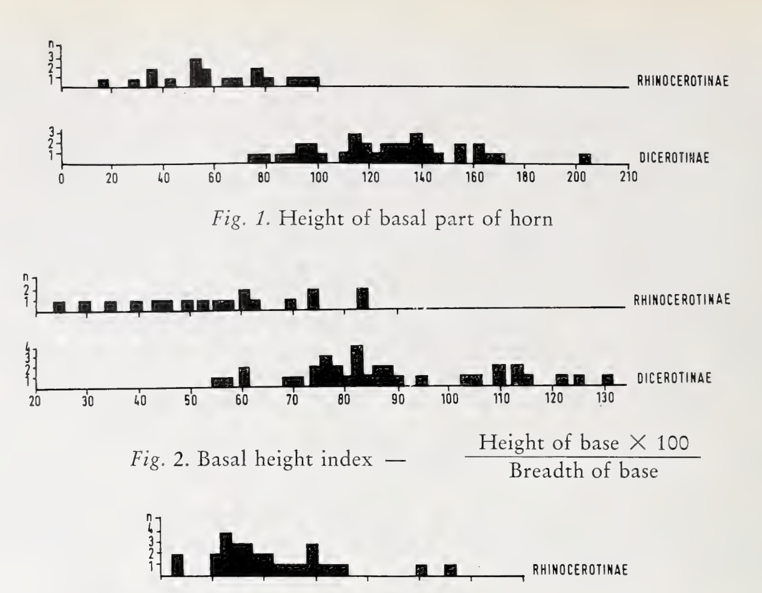


Fig. 1. Height of basal part of horn

Fig. 2. Basal height index — $\frac{\text{Height of base} \times 100}{\text{Breadth of base}}$

Fig. 3. Basal index — $\frac{\text{Anteroposterior diameter of base} \times 100}{\text{Transverse diameter of base}}$

By and large, African horns attain a much greater length than Asiatic ones. The following maximum lengths are given by Dollman and Burlace (1935) for the three Asiatic species:

Rhinoceros unicornis: 610 mm. Only one other horn above 500 mm.

Rhinoceros sondaicus: 273 mm.

Dicerorhinus sumatrensis: 810 mm. Only one other horn above 500 mm.

All three of these revord horns are in the British Museum; with the exception of the *R. sondaicus* horn they are exeptional specimens, few others even approaching them. As a matter of fact a captive *R. sondaicus,* whose remains are now in the South Australian Museum (see Finlayson 1950, and below), had a horn measuring 366 mm on the curve (305 mm straight), although incomplete; while a more dubious measurement recorded by Sody (1959), quoting Hazewinkel, was 37 cm long. These must replace the British Museum's wild-shot specimen as the world record. For *R. unicornis,* Neuville (1927) mentions a mounted specimen — also from captivity — with a horn 800 mm long, and this too has to stand as a record. Probably the nasal horns of the three Asiatic species average very much the same in

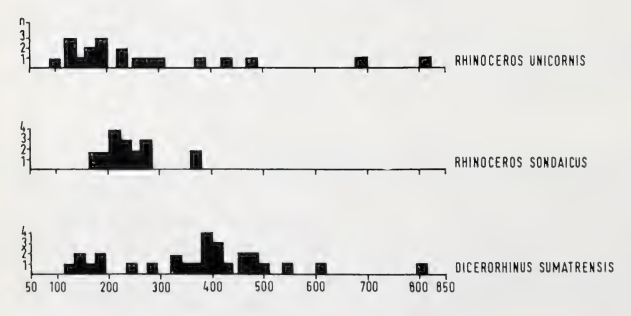


Fig. 4. Length of horn in the three Asiatic species of rhinoceros

length, at least as far as the males are concerned, with *R. sondaicus* simply failing to produce the more extreme lengths cropping up from time to time in the other two (fig. 4)[1].

Among the Asiatic forms the basal corrugations are most marked in *Dicerorhinus*, where they are broad and shallow and may extend well up onto the stem portion; they appear to become abliterated with age. In *Rhinoceros* they are much less marked, with one exception: in all wildshot specimens of this genus a deep, broad groove is seen on the anterior surface of the horn, beginning a short way above the base and extending up the stem towards the tip. This is the very region where the convexity is greatest in *Dicerorhinus*, and there is never in the latter genus any trace of this groove, but it is visible in all *Rhinoceros* horns coming from the wild, including good front-view photos of wild specimens (for example ULLRICH and ULLRICH 1964, SESHADRI 1970) as well as in all museum horns of both Indian and Javan species, provided always that they are of sufficient length and development to show separation of basal and stem portions.

The base of the horn is more extensive, on average, in *Rhinoceros* than in *Dicerorhinus* (fig. 5). In only a few specimens in the sex recorded, but it does not appear that the horns of males are more massive than those of females.

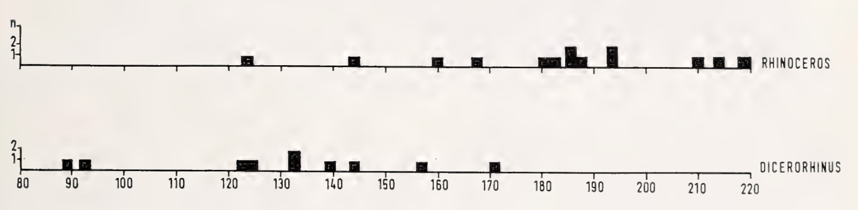


Fig. 5. Anteroposterior diameter of horn base in the Rhinocerotinae

In the subfamily Dicerotinae the two genera show fairly well-marked differences in horn-shape. These will be described in detail later on; in general, the horns of *Ceratotherium* are straighter, squarer and more massive than those of *Diceros*, with more difference in length between the two horns (frontal and nasal).

Rhinoceros unicornis

This species of rhinoceros, monotypic according to the author's studies (unpublished), is normally one-horned, although HILL (1958) records a specimen with a rudimentary frontal horn, and NEUVILLE (1927) speaks of a mounted specimen in Paris with local areas of hyperkeratinisation on the face. This latter specimen, which lived in the old Versailles menagerie, had a horn measuring 80 cm on the curve, by far exeeding the known record (see above; the previous record is shown in Fig. 5 of the present paper).

In captivity the horn is subjected to various forms of abuse which completely alter its appearance. Normally (fig. 7) it is constantly abraded so that it becomes a mere excrescence on the snout; evidently the outer surface is worn away, making it light brown in colour, and constant rubbing prevents the growth of any stem portion at all. The base seems to be stumlated to grow faster than normal, and remains thick and lumpy for the whole length of the horn. All traces of the characteristic anterior groove are lost. In another form of abnormal growth, figured by SCLATER (1877), constant

[1] Fig. 4 is based on the author's figures and includes also those given by EVANS (1904, 1905), HARRISSON (1956), HUBBACK (1939), NEUVILLE (1927), PEACOCK (1931), SODY (1959) and U TUN YIN (1956).



Fig. 6 (left). Rhinoceros unicornis: record wild-shot horn, 529 mm. long. B. M. (N. H.) no. 10. 1. 23. 1., — *Fig. 7 (right). Rhinoceros unicornis:* Skull and horn of B. M. no. 722 A, Owen's „old friend", subject of his anatomical monograph (Owen, 1862), showing the typical abrasion of a captive rhino of this species

grinding had caused the horn to grow forward so that it protuded 18 inches (46 cm) beyond the nostrils.

That such extreme mutilation could occur only in captive-reared animals would seem evident; if this is the case then the Versailles rhino, mentioned above, must have been captured when more or less adult, so that it retained its typical horn-shape throughout life. Certainly two specimens from captivity, but captured as adults, in the British Museum show no evident abnormality.

Captive specimens not only grind their horns down; they sometimes rip them off. One such in the London Zoo grew back 1½ inches (38 mm) in under a year (Sclater 1877). According to Gee (1953), the horn reaches a length of 5 inches (127 mm) by 8 years of age.

Rhinoceros sondaicus

The horn of this species differs from that of the previous one primarily in the relatively more slender stem compared to the basal part (fig. 8): at least in the male. Finlayson (1950) reports a specimen, exhibited as an Indian rhinoceros in the Adelaide Zoo from 1885 to 1907, with a strongly recurved horn, far longer than Dollmann & Burlace's (1935) record; indeed it is stated that the tip was cut off in life to prevent threatened contact with the occiput. I am very grateful to Dr. P. Aitken, of the South Australian Museum, for sending me a photograph of this specimen (fig. 9). It is not stated whether the animal was obtained as an adult or as a juvenile; but the peculiar shape of the horn, together with the abnormally thickened stem, argue that the influence of its captive environment was rather great. Whether this also influenced the great length of the horn cannot be stated for sure. A normal wild-type horn for this species is also illustrated here (fig. 10).

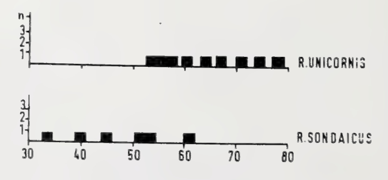


Fig. 8. Stem-to-base index $\frac{\text{Stem diameter} \times 100}{\text{Base diameter}}$ in genus *Rhinoceros*



Fig. 9. Rhinoceros sondaicus: head of the captive specimen described by Finlayson (1952), now in South Australian Museum, Adelaide; it bears the world record horn (Photo courtesy: Dr. Peter Aitken)

Schenkel and Schenkel-Hulliger (1969), assuming a sex-ratio of 1:1, find no difference in the horns of males and females in this species in the Udjung Kulon Reserve, its last remaining habitat. Hoogerwerf (1970) has disagreed with this conclusion, since all the animals identified by him as cows in the same reserve previously were hornless. It would seem valuable at this time to examine all the evidence on the presence or absence of a horn in the female Javan rhinoceros, in an attempt to cast light on this matter.

1. Lesson (1836) described a female shot together with its calf by Lamare-Piquot in the Sunderbans of Bengal as a new species, *Rhinoceros inermis.* The cow was





Fig. 10 (left). Rhinoceros sondaicus sondaicus: typical male horn; shot in Preanger, W. Java. BM (NH), no registration number — *Fig. 11 (right). Rhinoceros sondaicus inermis:* Type specimen, Berlin Museum, An 10603; adult female collected by Lamare Piquot in the Sunderbans, Bengal; described by Lesson (1836) (Photo: by Dr. V. Mazák, Published courtesy Dr. R. Angermann)

stated to have not even a horny plaque on the snout. The specimen concerned is now in the Berlin Museum and is figured here (fig. 11).

2. Fraser (1875), in discussing an adult female shot by himself in the Sunderbans, stated baldly that the female of the species has no horn. It is uncertain whether he based this statement only on the specimen collected by himself, or on sightings of others as well. W. L. Sclater (1891) wrote of a mounted female from the Sunderbans in the Indian Museum, Calcutta (collected by Fraser and J. F. Barckley, and doubtless the specimen described by Fraser), that it had „no trace of a horn“, and that it was impossible to say if this was constant feature, but several people . . . who have seen this species alive, confirm this“.
3. P. L. Sclater (1876) stated, „According to Mr. Jamrach's information, the females of the species obtained in the Sunderbunds were entirely destitute of any horn, which would not appear to be the case in the Javan animal“.
4. Neuville (1827) quoted Diard and Duvaucel (who collected in Java and Sumatra) to the effect that the horn in the female of this species is reduced to a „demi-oval tuberosity“.
5. Vageler (1927) described the specimens shot in S. Sumatra by Hazewinkel, stating, „Und die Weibchen hatten sogar gar kein Horn!“
6. Barbour and Allen (1932), listing the complete museum catalogue of this species known to them, figured a mounted female from the Sunderbans in the Indian Museum (undoubtedly Fraser's specimen again), and an immature female from Java in Harvard. The former is destitute of any horn, but the latter has a large knob on the end of the snout.
7. Vicomte de Poncins (1935) described his hunt in the Sunderbans in 1892, giving the only available information on the ecology of this species in the northern part of its range; with an unselfishness rare in trophyhunters, he refrained from killing any having due regard to their rarity. At least one of the 3—4 specimens still existing there at that time was hornless, as he ascertained both by nose-rubbing marks on trees, and by a brief glimpse of the animal.
8. Weatherbe (1940) wrote, speaking of the Javan rhinos formerly inhabiting the Kahilu Sanctuary in Burma, that „the female sometimes carries a horny nasal protuberance“.
9. Schuhmacher (1967) photographed and filmed a female of this species in the Udjung Kulon Reserve, Java. The animal was abnormal in having no external ear-pinnae. In the photograph just an indistinct smudge is visible on the snout; but in the motion picture when the animal turns her head sideways this is seen to be a very small horn.
10. The British Museum (Natural History) possesses two mounted skins, both female: an old specimen (1932.10.21.1) from Kroh Forest, Perak, shot by A. S. Vernay (fig. 13), and a young individual (1921.515.1) shot by T. R. Hubback at Victoria point, Tenasserim. The former has a small irregular protuberance 37 mm high; the latter, a well-developed horn 192 mm long. The latter is unfortunately damaged: when on public display in the 1950's, the then-director of the museum ordered its horn removed and replaced by a bigger one, to make a „better“ exhibit! Its removal unfortunately resulted in the horn's irretrievable multilation; in the illustration of it here (fig. 12) it has been wedged onto the nose in approximately its original position, but much of the basal part is missing, and lost, especially on the anterior surface. I am however assured by Mr. J. E. Hill, of the Museum's Mammal Section, that the horn is the animal's original one. It is light brown in colour and unusually fibrous around the base, which perhaps one might expect for a horn that is still maturing.
11. Mr. L. M. Talbot, Resident Ecologist at the Smithsonian Institution, has kindly



Fig. 12. Rhinoceros sondaicus subsp.: subadult female, BM (NH) no. 1921. 5. 15. 1, collected by T. R. Hubback at Victoria Point, Tenasserim. This appears to be the only known female with a definite horn. Incredibly, the horn was removed by a former director of the museum and replaced by a bigger one for exhibition! The figured horn is original — *Fig. 13 (right). Rhinoceros sondaicus* subsp.: adult female, BM (NH) no. 1932. 10. 21. 1, collected by A. S. Vernay in Kroh forest, Perak. The nasal appendage appears to be of the normal type for females of all races except *inermis*

informed me that a female seen by him in Udjung Kulon, and photographed from a distance of a few feet, has a „raised hump, lump, small horn, knobble or whatever you choose to call it"; and that of the others he saw at various times the females were broadly similar to this but the males were truly horned.

12. Dr. B. Biswas, Superintending Zoologist of the Indian Museum, has kindly informed me that a female skull (no. 3521, from Chillichangpi Creek, Sunderbans) in the collection has a „distinct indication of a horn", not unlike that of a juvenile male skull in the collection, and unlike the mounted Fraser specimen.
13. Hoogerwerf (1970) gives various other references, unavailable to the present author, as well as recounting a number of his personal encounters in Udjung Kulon, from which it would appear that Javan cows were hornless or, rather, had small „knobbles" or „humps" on the nose.

Hoogerwerf (1970) has concluded, from his own observations and those of Schenkel and Schenkel-Hulliger (1969) that the sex-ratio of the last surviving population of this species is very unbalanced, he himself having observed more males than females, an the Schenkels having evidently not observed any females (or at least, any hornless animals except for three "immatures"). On the other hand, footprints of calves were definitely reported by the Schenkels, so that at least some adult females must be present, in 1970, too, calves were reported (Anon, 1970).

We may summarise the information as follows:

Java. "hump" (nos. 4, 6, 11, 13) or a very small horn (9).
Sumatra. "hump" (no. 4?), "no horn at all" (5). (Both these may be regarded as dubious: the former may not refer to Sumatran specimens, the latter has no standard of comparison).
Malaya, Tenasserim. "hump" (nos. 8, 10), or a true horn (10).
Sunderbans. no horn at all (nos. 1, 2, 3, 6, 7) occasionally an "indication" (12).

Omitting the imprecise Sumatran data, it looks as if we have evidence for geographic variation in this character, and that the extinct northern race *inermis* is valid on the characters assigned to it by its describer, Lesson, as least as far as most females are concerned. In the surviving Udjung Kulon population, by now highly inbred, one might expect fixation of some alleles with in general an increase in homozygosity and hence an increase in frequency of "atypical" phenotypes due to recessive genes (for example, Schumacher's earless female). This might result in an unexpected

preponderance of horned females; or alternatively an imbalanced sex ratio, which in man at least is claimed to have a genetic basis (probably Y-linked: TRICHOPOULOS, 1967). If this latter situation occurred in a small population it would result in a very rapid feedback spiral leading to extinction: and there is evidence for such an imbalanced immediately preceding the extinction of more than one mammalian species (MOHR 1968). Either way, the future of the species is very bleak.

In the male the horn appears to rise rather rapidly. A young male, 1 metre high, had a "nasal plaque" some 2.5 cm. high, irregularly contoured and surrounded by tubercular projections (NEUVILLE, 1927) — similar perhaps to the old female shot by VERNAY (fig. 13). HOOGERWERF (1970) mentions an exceptionally long horn claimed by HAZEWINKEL for southern Sumatra, but is somewhat skeptical about it. Due to the almost complete lack of horns from outside Java it is impossible to say whether any geographic variation existed in the horn length of males, but as far as the Sunderbans race is concerned any marked difference from the Javan subspecies seems unlikely. HOOGERWERF (in. litt., 5.4.71) has stated, however, that the photos of HAZEWINKEL's rhinos, shot in southern Sumatra, do appear to show longer horns than specimen seen by him in Java.

Dicerorhinus sumatrensis

In the Sumatran rhinoceros the essential form of the anterior (nasal) horn is as in the genus *Rhinoceros,* but the deep anterior groove of the latter is missing. If it grows to any length at all, the nasal horn curves back noticeably; the posterior (frontal) horn is of the same shape and is generally very short, and may even be virtually absent; for this reason, individuals of the present species may occasionally be mistaken for *R. sondaicus,* as for example the specimen figured by ALI and SANTAPAU (1958). In occasional specimens the nasal horn may be worn down to such an extent as to be exceeded in length by the frontal (fig. 4e of GROVES, 1967; and fig. 14 of the present paper).

Fig. 16 represents a horn made the type of a new species, *Rhinoceros crossii* (GRAY, 1854). It shows the typical slenderness and low, narrow, rugose basal portion of an Asiatic rhino, and additionally it shows the longer corrugations, and lack of an anterior groove, of a Sumatran rhinoceros. A similarly shaped, but smaller horn was noted in a Tenasserim specimen of this species by BLYTH (1862). Another very long, but straighter horn is in the British Museum (no. 72.6.12.1), and two others are recorded for the small Borneo race by HARRISSON (1956), one of which is figured here by courtesy of Mr. John MacKinnon (fig. 15).



Fig. 14. Dicerorhinus sumatrensis sumatrensis: aged female, BM (NH) no. 72. 12. 31. 1, type of *Ceratorhinus niger* Gray, 1872. Showing extreme wear on nasal horn. The animal died in London Zoo in 1871, shortly after arrival

A common feature of this species is the hyperkeratinisation of the skin around the horn-bases, particularly on the front of the snout. The muzzle itself conspicuously lacks the mobility seen in other rhinos, having only a single transverse groove which runs between the nostrils across the anterior surface; while the upper border of the nostril itself is immoveable, convex, and supported by a strong



Fig. 15 (left). Dicerorhinus sumatrensis harrissoni: near-record horn for this species (record for the subspecies), 480 mm. long; in Sarawak Museum, Kuching (Photo courtesy: Dr. JOHN MACKINNON) — *Fig. 16 (right). Dicerorhinus sumatrensis* subsp.: record horn for the species, BM no. 54. 12. 8. 1, type of *Rhinoceros crossii* Gray

cartilage (see figure in BEDDARD 1889:11). This situation is reproduced accurately in most mounted specimens (fig. 17).

Diceros bicornis

Horns of African rhinos are distinguished by their massiveness, with a broad base (fig. 3), a high basal portion (figs. 1, 2), and a robust, thick stem. The narrowing from base to stem is more abrupt than in Asiatic rhinos, and the base retains its fibrous nature throughout most of the animal's life, never acquiring the corrugations of an Asiatic rhinoceros. The length of the horns is considerably greater in the Dicerotinae, even the posterior one generally attaining quite a respectable size, often (in *Diceros)* even exceeding the anterior one in length (fig. 18).

In *Diceros bicornis,* the Black rhinoceros, the two horns are positioned very much as in *Dicerorhinus,* the posterior one being placed slightly in front of a perpendicular through the eye. The thickness and robusticity of the bases is such that they very commonly meet and fuse, which never occurs in the Sumatran species. In *Ceratotherium* on the other hand, as pointed out by CAVE (1962), the posterior horn (even the back edge of its base) is situated entirely in front of a perpendicular through the eye: this is a function of the length of the skull rather than of a reduced distance between the two horns.

The occurrence of supernumerary horns in this species is a wellknown phenomenon; GUGGISBERG (1966) speaks of localised concentrations of three-horned rhinos, but it





Fig. 17 (above). Dicerorhinus sumatrensis sumatrensis: typical type of horn for this species. Specimen from Malaya, on exhibit in museum — *Fig. 18 (below). Diceros bicornis minor:* BM, not registered; „keitloa“ type, with frontal horn longer than nasal. Luangwa Valley, Zambia

seems that this is the maximum that can occur tandem-fashion, one behind the other. A five-horned trophy figured by NEUVILLE (1927) may in fact represent an injury, since in effect the posterior horn is divided almost to the base, into four parts.

The frontal horn is similar to the nasal in form, but straighter and more compressed, narrowing more rapidly over its length.

The longest horn of this species in the British Museum, the type of *Rhinoceros holmwoodi* Sclater, is 42 inches (1067 mm) long; the next longest measures 29¹/₂ inches (750 mm) in length on the curve and nearly as much in straight length. The world record horn was 53¹/₂ inches (1360 mm), recorded of a cow shot in Kenya (DOLLMAN and BURLACE, 1935). The record posterior horn is 535 mm, for the type of *R. keitloa* A. Smith in the British Museum: in this specimen the anterior horn is shorter, only 485 mm long.

The horn shape varies both sexually and geographically. Two specimens of the extinct nominate race, *D. b. bicornis* from South Africa, have nasal horn bases measuring 167×154 and 175×187; the highest value for other subspecies is 153×147 in a male from Mashonaland. The stem is more slender in Kenya specimens, in which the antero-posterior diameter of the stem measures 50–61 % of the base in adults — in other areas, 71–92 %. In all areas the more slender horns are found in females: this sexual difference is reflected in the nasal bones too (ROTH and GROVES, in preparation).

Only one horn of the distinctive West African race, *D. b. longipes,* was studied (fig. 19). Although this is from a young individual, with M3 in process of eruption, it already begins to show the broad, square *Ceratotherium*-like base characteristic of this subspecies, and visible in the photos published by ZUKOWSKY (1964).

In captivity the horn receives a wear of a far different kind to that in *R. unicornis;* instead of a flattened plaque, a considerable length is often retained but lacking any



Fig. 19 (left above). Diceros bicornis longipes: Powell-Cotton Museum, NN Chad 171, young adult female, showing enlarged, squared basal region of this race — *Fig. 20 (below). Ceratotherium simum simum:* BM no. 1853. 4. 18. 1, type of *Rhinoceros oswellii* Gray; in fact a fairly typical type of horn for this species, merely unusually straight — *Fig. 21 (right above). Ceratotherium simum subsp.:* three unusual horns in British Museum, left to right: slender-based, S-shaped horn (impossible to say which is anterior surface!); slender-stemmed, straight horn; shorter, sickle-shaped horn

differentiation between base and stem. The chief wear seems to be on the lateral surfaces, which makes the horns more compressed than in wild specimens.

According to Jarvis (1967), the nasal horn has reached a length of 4 cm by 4 months of age and 7.5 cm at 8 months; while the frontal horn appears at 5 months and has reached a length of 3 cm at 8 months. A 15-year-old female whose horn was ripped off on an iron fence had regenerated a stump 3 inches (8 cm) on the anterior surface, 2 inches (5 cm) on the posterior, by 6½ months. (Bigalke 1954).

Ceratotherium simum

The longest horns of all have been recorded for the White rhinoceros, DOLLMAN and BURLACE (1935) giving several records of over 5 feet (approx. 1500 mm). These horns are also by far the most massive (fig. 22), a basal diameter of 176 × 166 mm being

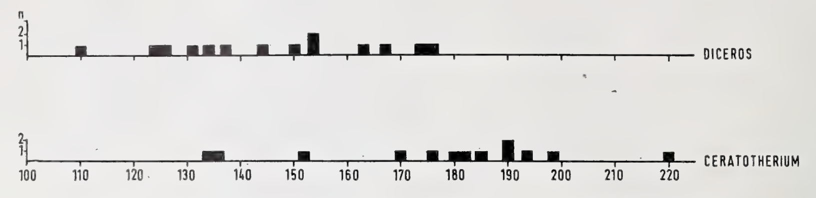


Fig. 22. Anteroposterior diameter of horn-base in the Dicerotinae

measured in the smallest adult female (B. M. 1520 H), which is larger than any *Diceros.* The base is squared, often concave in the midline anteriorly, and fibrous as in *Diceros;* it narrows even more abruptly to the slender stem.

The stem is generally backcurved, but a varriety of shapes are possible. Fig. 20 shows the holotype of *R. oswellii* Gray, in which the nasal horn is slightly inclined forwards, with a well-marked wear facet in front at the tip. Fig. 21 shows three other rather unusual types. Most of the British Museum horns belong to the nominate, South African subspecies; although the material is thus insufficient, no geographic differences are apparent.

CONDY and DAVISON (1964) give some data for horn length in rhinos of known ages, of this species. PLAYER (1967) reports increases in two specimens from 1—3 years and 1½—2½ years respectively; BIGALKE et al. (1950) and WALLACH (1959) give longitudinal data on younger specimens. The growth rate of the nasal horn varies considerably from one animal to another and also apparently from one phase to another of the growth period (although no uniformity in this respect emerges from comparing one animal's records with another's); the average velocity between 6 months and 3 years appears to be around 7 mm per month. In the specimen studied by BIGALKE et al. (1950) the posterior horn was visible as a "slight protruberance" at 3 months but no measurements were given for any age under 18 months, when it was 5 mm long; in one of PLAYER's (1967) specimens it was 4.5 mm long at 18 months.

Acknowledgements

Many thanks are due to Dr. G. B. CORBET, Dr. JULIET JEWELL and Mr. J. E. HILL (British Museum, Natural History) for assistance in studying the specimens and for providing extra information on them; and to Dr. K. A. JOYSEY and Mr. R. D. NORMAN (Cambridge University Zoology Museum) for access to the specimens there. I am also greatly indebted to Dr. B. BISWAS (Indian Museum, Calcutta), Mr. A. HOOGERWERF (Bakkum, Netherlands), and Mr. L. M. TALBOT (Smithsonian Institution, Washington, D. C.) for information *in litt.,* and to Dr. PETER AITKEN (South Australian Museum, Adelaide), Dr. V. MAZAK (National Museum, Prague) and Mr. ALAN ALMQUIST (University of California, Berkeley) for providing photos. Dr. R. ANGERMANN (Zoologisches Museum, Berlin) kindly permitted me to publish the photograph taken by Dr. MAZÁK, and Mr. L. BARTON (Powell-Cotton Museum, Birchington) in the case of the photograph taken by Mr. ALMQUIST.

Conclusions and Summary

It should be possible in the majority of cases to identify a rhinoceros horn with certainty as to genus, with less certainty to species or subspecies level. This is in spite of admitted enormous variations in form and size between individuals within a single population, which

in the past led to the description of several "species" which are now known to fall within the range of variation of one of the five known species. Indian and Javan rhinos *(Rhinoceros)* have a type of horn characterised by a broad, corrugated base and slender stem; the base shows a broad longitudinal channel on its anterior face; females of the latter species are however generally hornless, the degree of hornlessness apparently varying geographically. The Sumatran rhino *(Dicerorhinus)* has two horns which differ from those of the previous genus in lacking the anterior channel. African rhinos have very long robust horns, broad and fibrous at the base; the basal enlargement is more marked in the White rhinoceros *(Ceratotherium)* than in the Black *(Diceros)*. Females of the African species have longer, more slender horns than males.

Zusammenfassung

In den meisten Fällen ist es mit Sicherheit möglich auf Grund von Ausformung und Größe des Horns rezenter Rhinocerotiden die Gattung zu bestimmen. Etwas schwieriger dagegen ist die Identifizierung der Art oder Unterart. Die starken intraspezifischen Variationen in Form und Größe der Hörner, die zwischen Individuen einer einzigen Population auftreten können, haben früher zu Beschreibungen verschiedener, sogenannter „Arten" geführt. Diese werden hier Individuen einer der fünf echten Arten zuerkannt. Die Hörner von indischen und javanischen Panzernashörnern *(Rhinoceros)* haben folgende Charakteristika: einen breiten, gerunzelten Sockel und einen schlanken Stamm. Der Sockel hat eine breite Längsrinne auf der Vorderseite. Weibliche Tiere dieser Art sind meistens hornlos, und es scheint, daß der Grad von Hornlosigkeit sich mit der geographischen Verbreitung ändert. Das Rhinoceros von Sumatra *(Dicerorhinus)* hat zwei Hörner, die sich von oben erwähnter Art durch das Fehlen der vorderen Längsrinne auszeichnen. Afrikanische Nashörner haben dagegen sehr lange und kräftige Hörner, deren Sockel breit und faserig sind. Dieser Sockel ist beim Breitmaulnashorn *(Ceratotherium)* deutlich größer als beim Spitzmaulnashorn *(Diceros)*. Weibliche Tiere der afrikanischen Gattungen haben längere und schlankere Hörner als die männlichen.

Literature

Anon, (1970): More young Javan rhinos. Oryx, **10**, 211.

Ali, S., and Santapau, H. (1958): Rediscovery of the smaller Asiatic onehorned rhinoceros *(Rhinoceros sondaicus* Desmarest) in Malaya. J. Bombay N. H. Soc. **55**, 554—6.

Barbour, T., and Allen, G. M. (1932): The lesser one-horned rhinoceros. J. Mamm. **13**, 144—9.

Beddard, F. E. (1889): On the anatomy of *Rhinoceros sumatrensis*. PZS, 7—25.

Bigalke, R. (1945): The regeneration of the anterior horn of the Black rhinoceros, *Diceros bicornis* (Linn.). PZS **115**, 323—6.

Bigalke, R., Steyn, T., de Vos, D., and de Waard, K. (1950): Observations on a juvenile female square-lipped or white rhinoceros *(Ceratotherium simum simum* Burchell) in the National Zoological Gardens of South Africa. PZS **120**, 519—528.

Blyth, E. (1862): A memoir on the living Asiatic species of rhinoceros. J. Asiat. Soc. Bengal **31**, 151—175.

Cave, A. J. E. (1962): Burchell's original specimens of Rhinoceros simus. PZS **139**, 691—700.

Condy, J. B., and Davison, E. (1964): The importation of 8 square-lipped rhinoceros *(Ceratotherium simum)* to Southern Rhodesia. Afr. Wildl. **18**, 13—21.

Dollman, G., and Burlace, J. B. (1935): Rowland Ward's Records of Big Game, African and Asiatic sections. 10th. ed. London, R. Ward Ltd. XII — 408 pp.

Evans, G. H. (1904): The Asiatic two-horned rhinoceros. J. Bombay NH Soc. **16**, 160—1.

— (1905): Notes on rhinoceroses in Burma. Ibid. **16**, 555—561.

Finlayson, H. H. (1950): Note on the cranial and dental characteres of a specimen of *Rhinoceros sondaicus* Desmarest. PZS**120**, 151—4.

Fraser, O. L. (1875): Note on a partially ossified nasal septum in *Rhinoceros sondaicus*. J. Asiat. Soc. Bengal **44**, 10—12.

Gee, E. P. (1953): Life-history of the Great Indian one-horned rhinoceros. J. Bombay N. H. Soc. **51**, 341—8.

Gray, J. E. (1854): On a new species of rhinoceros. PZS 250—1.

Groves, C. P. (1967): On the rhinoceroses of South-East Asia. Säugetierk. Mitt. **15**, 221—237.

Guggisberg, C. A. W. (1966): SOS Rhino. André Deutsch, London, 174 pp.

Harrisson, T. (1956): Rhinoceros in Borneo: and traded to China. Sarawak Mus. J., N. S. *8*, *7*, 263—274.

Hill, W. C. O. (1958): Abnormal site of horn-growth in *Rhinoceros unicornis* Linn. J. Bombay N. H. Soc. **55**, 553—4.

Hoogerwerf, A. (1970): Udjung Kulon, the land of the last Javan rhinoceros. E. J. Brill, Leiden, XII — 512 pp.

Hubback, T. R. (1939): The two-horned Asiatic rhinoceros *(Dicerorhinus sumatrensis)*. J. Bombay N. H. Soc. 40, 594—617.

Jarvis, C. (1967): Tabulated data on the breeding biology of the Black rhinoceros *Diceros bicornis* compiled from reports in the yearbook. Internat. Zoo Yb. **7**, 166.

Lesson, R.-P. (1836): Histoire Naturelle des Mammifères. Paris.

Mohr, E. (1968): Haltung und Zucht des Schomburgk-Hirsches, *Rucervus schomburgki* Blyth, 1863. Zool. Garten, **36**, 34—57.

Neuville, H. (1927): Remarques et comparaisons relatives aux phanères des Rhinocéros. Arch. Mus. H. N. Paris, (6) **2**, 179—208.

Owen, T. R. (1862): On the anatomy of the Indian rhinoceros. Trans. Zool. Soc. **4**, 31—68.

Peacock, E. H. (1931): The Shwe-U-Daung Game Sanctuary, Upper Burma, with a note on the Asiatic two-horned rhinoceros. J. Bombay NH Soc. **35**, 446—8.

Player, I. (1967): Translocation of White rhinoceros in South Africa. Oryx, **9**, 137—150.

Pocock, R. I. (1945): Some cranial and dental characters of existing species of Asiatic rhinoceros. PZS **114**, 437—450.

de Poncins, E. (1935): A hunting trip in the Sunderbunds in 1892. J. Bombay N. H. Soc. **37**, 844—858.

Ryder, M. L. (1962): Structure of Rhinoceros horn. Nature, **193**, 1199—1201.

Schenkel, R., and Schenkel-Hulliger, L. (1969): The Javan Rhinoceros *(Rhinoceros sondaicus* Desmarest) in Udjung Kulon Nature Reserve. Its Ecology and Behaviour. Acta tropica **26**, 97—135.

Schuhmacher, E. The last paradises. Doubleday & Co., New York. 315 pp.

Sclater, P. L. (1876): (Note in) PZS 751.

— (1877): On the rhinoceroses now or lately living in the Society's menagerie. Trans. Zool Soc. **9**, 645—660.

Sclater, W. L. (1891): Catalogue of Mammalia in the Indian Museum, Calcutta. Part II. Calcutta: Trustees Indian Museum. XXIX — 375 pp.

Seshadri, B. (1970): The Twilight of India's Wild Life. London.

Sody, H. J. V. (1959): Das Javanische Nashorn, *Rhinoceros sondaicus*. Z. Säugetierkunde **24**, 109—240.

Trichopoulos, D. (1967): Evidence of genetic variation in the human sex ratio. Hum. Biol. **39**, 170—5.

U Tun Yin. (1956): A supplementary note on the status of rhinoceros in the Union of Burma — 1955. J. Bombay N. H. Soc. **53**, 257—8.

Ullrich, U., und Ullrich, W. (1964): Im Dschungel der Panzernashörner. Neumann Verlag, Leipzig. 268 pp.

Wallach, J. D. (1969): Hand-rearing and observations of a white rhinoceros. Int. Zoo Yb. **9**, 103—4.

Weatherbe, d'A. (1940): Memorandum on the Kahilu Sanctuary. J. Bombay N. H. Soc. **41**, 146—160.

Zukowsky, L. (1964): Die Systematik der Gattung *Diceros* Gray, 1821. Zool. Garten, N. F. **30**, 1—178.

Author's address: Dr. Colin P. Groves, Duckworth Laboratory of Physical Anthropology, University of Cambridge, England

SCHRIFTENSCHAU

LILLY, J. C.: **Delphin — ein Geschöpf des 5. Tages?** Aus dem Amerikanischen von E. Trumler. 321 S., 32 Abb., 14 Tab. Winkler-Verlag, München 1969. Ln. 24,80 DM.

Wer sich in neuerer Zeit mit der Ethologie, der Lernfähigkeit und speziell mit den Stimmäußerungen von *Tursiops truncatus* befaßte, stieß beim Literaturstudium alsbald auch auf den Namen LILLY. Allein aus solchem Grunde ist es verdienstvoll, daß uns der Münchener Winkler-Verlag jetzt in einer Übersetzung dieses jüngste LILLY-Werk zugänglich macht, zumal viele von LILLYS früheren Arbeiten — angefangen von „The mind of the dolphin" — bei uns nach wie vor nicht ohne weiteres zu beschaffen sind. LILLY ist mithin schon ein „alter" und sehr populärer Delphinologe, doch das bewahrt uns nicht davor, daß das Interesse, mit dem wir dieses neue Buch zur Hand nehmen, schon nach den ersten Seiten kopfschüttelnder Verblüffung weicht.

Daß sich in der heutigen „Mode-Welle", welche reisende Delphin-Schaustellungen bereits bis auf unsere Jahrmärkte spült, nicht nur die wissenschaftliche Zoologie, sondern vor allem Vertreter des Showbusiness, des Unterwassersports, der Militärtechnik u. ä. mit den faszinierenden Meeressäugern befassen, ist ebenso bekannt wie die Tatsache, daß man aus diesen Kreisen z. T. ziemlich eigenwillige Vorstellungen über „tierische Intelligenz" oder „tierische Leistungen" zu erwarten hat; nach der Vernachlässigung, die die Cetologie im allgemeinen und die Einschätzung der psychischen Fähigkeiten der Wale im besonderen so lange erfahren mußten, ist es nur erklärlich, daß man heute da und dort über das Ziel hinausschießt, Delphine sozusagen als „Menschen mit Flossen" betrachtet und nur noch nach dem passenden Wörterbuch sucht, um eine Dialog von Du zu Du zu beginnen.

Werden solche Vorstellungen allerdings unter dem Mantel der Wissenschaft präsentiert, wird es unbehaglich. — Schon früher hatten Publikationen, die der Neurophysiologe Dr. LILLY dem Komplex der „Kommunikationsforschung", der „Verständigung Mensch : Delphin" gewidmet hatte, Kritik und Skepsis hervorgerufen. Wenn wir „Kritik" jedoch als einen immerhin seriösen Vorgang auffassen, kommt LILLYS neuestes Buch dafür kaum mehr in Betracht: es entzieht sich ernsthafter Kritik, weil an ihm kaum noch etwas ernstgenommen werden kann.

Als Fazit über zehnjähriger Beschäftigung mit Delphinen, in deren Mittelpunkt der Versuch steht, mit den Tieren zu „sprechen" bzw. diesen die englische Sprache beizubringen, legt LILLY ein wirres Konglomerat philosophischer, soziologischer, ja sogar politischer und religiöser Betrachtungen vor; diese Betrachtungen sind durchmischt mit der Schilderung von „Experimenten", bei denen die Beschreibung nebensächlicher Details überwiegt und die Ergebnisse in keiner Weise überzeugen. — Den Beginn bildet ein vielsagender Exkurs über „geistige Gesundheit" (des Experimentators!). LILLY kommt es manchmal „so vor, als ob jeder Delphin geistig gesünder wäre als die menschlichen Wesen", die sich im Labor mit ihm befassen; „ein Hauptproblem auf dem Wege zur zwischenartlichen Verständigung „ . . . ist der Mangel an geistig gesunden Menschen. Es erfordert glückliche, natürliche, aufgeweckte Personen . . .", wobei an anderer Stelle erläutert wird, daß zum Glücklichsein u. a. gehört, daß „jemand bis ins beginnende Alter hinein aus der Realität seines Lebens heraus weiß, daß seine sexuelle Aktivität befriedigend und ohne krankhafte Begleiterscheinungen ist". Mit dieser Prämisse hat LILLY ein sehr praktisches Schutzfilter geschaffen: wer seinen Experimenten nicht folgen mag oder sich nicht davon überzeugen läßt, daß die auf Tonband registrierten Quäklaute eines Delphins „humanoide" Anworten sind, der ist eben nicht „geistig gesund"; — es ist exakt das Verfahren der pfiffigen Weber in ANDERSENS Märchen „Des Kaisers neue Kleider".

LILLY referiert über Alkoholismus und Atombomben, über Humanismus und über das Leben nach dem Tode, über die Mondlandung und das Problem, warum Kriege geführt werden. Er vermutet, daß die Pottwale eine Art Religion haben, und die Frage, warum die angeblich so intelligenten Delphine nicht die Welt beherrschen, beantwortet er damit, daß „sie wahrscheinlich zu klug sind, um die Welt beherrschen zu wollen". Er sieht Parallelen zur Sklaverei darin, daß man Delphine von anderen Menschen kaufen kann, um sie „auszubeuten", und in einer Art utopischer science fiction vergleicht er die Delphin-Haltung durch den Menschen mit einer Menschenhaltung durch irgendwelche Marsbewohner. Da der Pottwal (vom Übersetzer beharrlich „Spermwal" genannt) ein sechsmal so großes Gehirn besitzt wie wir, würde LILLY besonders gern „in Gedankenaustausch mit ihm treten". Nach LILLYS Vorstellungen benötigt der Wal nur den kleinsten Teil seines Riesengehirns für die herkömmlichen Lebenserfordernisse, den größeren Rest kann er für philosophische Studien verwenden, bei denen er womöglich „die Goldene Regel nur als einen Spezialfall einer viel umfassenderen Ethik sieht", ja durch den er im Vergleich zu uns vielleicht über Fähigkeiten verfügt, „die wirklich gottähnlich sind". In dieser Weise geht es Seite um Seite weiter, ohne daß es bei den nachfolgend abgehandelten „Experimenten" im Prinzip besser würde.

Lillys Versuche, mit Delphinen zu „sprechen" oder sie menschliche Laute nachsprechen zu lassen, erinnern fatal an bestimmte Papageienbesitzer, die mit ihrer Ansicht, daß das eben vernommene „Krächz-Krächz!" doch „ganz deutlich" dies und das bedeutet habe, leider meistens allein stehen. Mittel- und Höhepunkt des Buches bildet schließlich jenes „Experiment", bei welchem eine nicht unattraktive Badenixe zum Zwecke zwischenartlicher Verbrüderung für mehrere Wochen in ein Delphinbassin übersiedelte. Auch hier überwiegt wieder die umständliche Schilderung belangloser Details, angefangen bei der — nach Duisburger *Delphinariums*-Begriffen keineswegs praktischen! — baulichen Einrichtung des Labors bis zum Verschluß von Ms. Howes Büstenhalter: „Die Haken am Rücken neigen dazu, nachzugeben und ich stellte fest, daß einer verschoben war und sich in meinen Rücken einbohrte. Ich mußte ihn mehrmals auf seinen Platz zurückschieben". Ein so kompliziertes Etwas wie ein Schlauch zum Absaugen des Bassinbodens wird sogar im Foto vorgestellt: „Die weiße Schlauchrolle, die auf dem Wasser treibt, ist ein Saugreinigungsschlauch zur Säuberung des Bodens unter Wasser. Das hochgezogene Ende des Schlauches wird fünf Meter tief vom Balkon herabgelassen, um die Saugkraft auszulösen, und der Reiniger wird von Hand aus über den Boden geführt." Man wird Ms. Howe fraglos zugestehen müssen, daß sie für ihr „Experiment" bedeutende Ungemütlichkeiten auf sich genommen hat, — sogar ihr Bett war nur knapp über dem Wasserspiegel angebracht. Die Frage ‚cui bono?' stellt sich dadurch jedoch nur um so nachdrücklicher, denn die als solche bezeichneten „Liebesstunden" — so dankbare Fotomotive sie auch für einige Illustrierten und den Schutzumschlag des Buches erbrachten, — können den Aufwand kaum rechtfertigen: jeder junge Dackelrüde vollbringt ähnliches am Pantoffelbein seines Herrn.

Lilly war es einst nicht ohne Geschick gelungen, die verschiedensten Institutionen für die Finanzierung seiner Vorhaben zu gewinnen, — sogar eine Abteilung der NASA, da eine Verständigung mit Delphinen dem gleichen Problemkreis angehören müßte wie die erste Kontaktaufnahme zwischen Astronauten und fremden Sternbewohnern. Inzwischen wird jedoch berichtet, daß einige dieser Zuwendungen gestrichen worden seien. — Sollte das zutreffen, würde es nach Auffassung des Ref. *für* die „geistige Gesundheit" der Betreffenden sprechen.

W. Gewalt, Duisburg

Hassenberg, L.: **Verhalten bei Einhufern.** Die Neue Brehm-Bücherei 427. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt 1971. 15,80 DM.

Mit der Beschreibung einzelner Verhaltenskomplexe wie: Allgemeine Bewegungsformen, Erkundungs- und Neugierverhalten, Komfortverhalten, stoffwechselbedingtes Verhalten, Fortpflanzungsverhalten, Verhalten des Schutzes und der Verteidigung, territoriales Verhalten, soziales Verhalten, Lautgebung und Ontogenie und Spiele stellt L. Hassenberg ein umfassendes Ethogramm von Equiden zusammen. Die Grundlage dieser Studie bilden eigene Untersuchungen an Wildpferd, Hauspferd, Onager, Kiang, Wildesel, Hausesel, wie auch Grevy-, Berg- und Steppenzebra im Tierpark Berlin. Die Autorin vergleicht nicht nur die Verhaltenselemente der einzelnen Equidenarten untereinander, sondern sie zeigt auch Parallelen zu anderen Säugetierarten auf. Die Darstellungen sind erfreulicherweise kurz und auf das Wesentliche beschränkt. Die Beobachtungen werden durch umfangreiches Bild- und Skizzenmaterial an allen Arten gut illustriert. Bereits in der Einleitung wird auf die Problematik hingewiesen, die sich durch ausschließliche Beobachtungen an Zootieren ergibt. Infolgedessen sind auch die eigenen Ergebnisse durch ein fundiertes Literaturstudium über Freilandbeobachtungen ergänzt.

Jedem ethologisch Interessierten kann dieser Band empfohlen werden.

D. Kruska, Hannover

Sikes, Sylvia K.: **The Natural History of the African Elephant.** 397 S., 115 Abb. auf Taf., 54 Textabb., 53 S. Bibliographie. Weidenfeld and Nicolson, London 1971. "The World Naturalist". £ 10.00.

Mit dem vorliegenden Werk, einem zuverlässigen und umfassenden Handbuch über den afrikanischen Elefanten, wird eine Lücke im Schrifttum geschlossen. Die Verfasserin verfügt über jahrzehntelange Erfahrungen in Ost- und Westafrika und hat als Zoologin über Herz-Gefäßpathologie bei afrikanischen Wildttieren und über Ökologie und Naturschutz gearbeitet. Das Buch beruht also auf ausgedehnten eigenen Erfahrungen. In der kurzen Einleitung wird die Systematik und Stammesgeschichte behandelt. Der erste Hauptteil (160 S.) bringt eine umfassende biologische Morphologie und Physiologie (Stoffwechsel, Verdauung, Fortpflanzung usw.) mit zahlreichen neuen und bisher unbekannten Abbildungen. Man findet hier topographische Situsbilder ebenso wie histologische Darstellungen der wichtigsten Organe. Zahnmorphologie und Zahnwechsel sind ebenso beschrieben wie Hautstrukturen oder Altersunterschiede. Ein weiteres Kapitel (38 S.) bringt eine Zusammenfassung alles dessen, was über Pathologie, Parasito-

logie, und Krankheiten bekannt ist. Der zweite Hauptteil bringt eine Darstellung der Ökologie und Ethologie des afrikanischen Elefanten. Er enthält ausführliche Angaben über die Verbreitung, Territorial- und Sozialverhalten, Wanderungen, Anpassungsfähigkeit und Ansprüche an die Umwelt. Das Schlußkapitel (45 S.) behandelt die Beziehungen zum Menschen (Domestikation, Gefangenschaftshaltung, Beziehungen zu Kultur und Volksglauben, Jagd, Naturschutz).

Auf relativ beschränktem Raum ist eine Fülle neuen Materials in knapper und klarer Weise dargestellt. Eigene Erfahrungen sind mit einer umfassenden Literaturbearbeitung zu einem einheitlichen Ganzen verbunden. Keiner, der sich mit irgend einem Aspekt der Biologie des Elefanten beschäftigt, wird in Zukunft dies grundlegende Werk übergehen können.

D. Starck, Frankfurt a. M.

Williams, J. G.: **Säugetiere und seltene Vögel in den Nationalparks von Ostafrika.** Aus dem Engl. übersetzt und bearb. von W. Moeller, unter Mitarbeit von H. E. Wolters. 351 S. mit 22 Kartenskizzen u. 32 Taf., davon 16 farbig. 387 Abb., davon 203 farbig, im Text und auf Taf. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin 1971. Ln. 38,– DM.

Die Herausgabe eines der bewährten englischen Bestimmungsbücher für ostafrikanische Säugetiere und seltenere Vogelarten in deutscher Übersetzung ist in Anbetracht der zunehmenden Touristik in diesen Ländern sehr zu begrüßen. Gerade das Buch von Williams hat sich bewährt, zumal im ersten Teil (186 S.) über 60 Reservate und Nationalparks in Kenya, Tanzania und Uganda beschrieben werden unter Berücksichtigung von Tierbestand (ausführliche Listen), Landschaft, Unterbringungsmöglichkeiten und Verkehrsverbindungen. Im zweiten Teil (146 S.) werden nach Art der bekannten Peterson-Feldführer die wichtigsten Säugetiere (darunter alle Großtiere) und über 200 seltenere Vogelarten in Bild und Kurzbeschreibung dargestellt. Die deutsche Ausgabe unterscheidet sich von der englischen dadurch, daß die Tafeln am Schluß des Bandes zusammengefaßt sind. Hierdurch ist das Aufsuchen wesentlich erleichtert. Die Bearbeiter haben sich durch Revision der Systematik bemüht, das Werk dem neuesten Kenntnisstand anzupassen. Leider sind einige Farbabbildungen (Schakale, Cercopithecidae) im Druck recht unnatürlich ausgefallen. Das Buch wird nicht nur dem interessierten Laien, sondern auch dem Biologen nützliche Dienste leisten können.

D. Starck, Frankfurt a. M.

Bertrand, M.: **The behavioral repertoire of the Stumptail Macaque.** A descriptive and comparative study. Bibliotheca Primatologica, No. 11, XII + 274 p., 102 fig., 25 tab. S. Karger, Basel/New York 1969. Auslieferung Westdeutschland: Atlantis Verlag, Freiburg i. Br.; Auslieferung Westberlin: Walter Schulze, Berlin. SFR 61,– DM, US $ 14.65, S. 122.

Macaca speciosa hat zwar eine weite geographische Verbreitung, gehört aber trotzdem zu den selteneren und weniger bekannten Cercopithecidae. Da diese Affen im allgemeinen zahmer sind als viele verwandte Formen, werden sie zunehmend als Versuchstiere herangezogen; da die Bärenmakaken keine Kulturfolger sind, ist ihr Bestand vor allem auch durch ökologische Einengung bedroht. *Macaca speciosa* ist sympatrisch mit *M. mulatta, M. nemestrina, M. assamensis* und *M. fascicularis,* scheint jedoch auf wenig zugängliches Bergwald-Biotop konzentriert zu sein. Eingangs diskutiert Verf. den systematischen Status von *M. speciosa,* wobei sie der Auffassung zuneigt, *M. arctoides* und *M. thibetana* lediglich als Unterarten von *M. speciosa* anzusehen. Die enge Verwandtschaft zwischen *M. speciosa* und dem japanischen *M. fuscata,* die seit langem in der Bildung einer Untergattung *Lyssodes* Ausdruck findet, wird durch die ethologischen Befunde bestätigt. Neben Unterschieden in der Form des Baculum und der Ausbildung der Stirnglatze, weist Verf. erstmals auf die unterschiedliche Jungenfärbung hin, die bei *M. speciosa* cremeweiß, bei *M. fuscata* dunkelbraun ist. Die vorliegende Verhaltensstudie basiert hauptsächlich auf der Beobachtung von maximal 31 Gefangenschaftstieren, die nur durch kurze Feldarbeit ergänzt werden konnte. Wie Verf. selbst feststellt, ist dies einer der Hauptmängel der Arbeit. Der Beobachtungszeitraum betrug ca. 4 Jahre, wobei allerdings die Bedingungen und die Gruppen häufig wechselten, bzw. absichtlich modifiziert wurden. Verf. unternahm den Versuch, die Verhaltensweisen nicht nur qualitativ zu erfassen, sondern sie womöglich zu quantifizieren. Ergänzt und erweitert wurden die Beobachtungen durch zahlreiche Experimente. Die detaillierte Beschreibung des Individual- und Sozialverhaltens von *Macaca speciosa* wird durch häufige Vergleiche mit anderen Primaten, insbesondere natürlich Cercopithecidae, bereichert. Interessant ist das Ergebnis, daß die Verhaltensprofile der beiden semiterrestrischen Formen *M. speciosa* und *M. mulatta* einander sehr stark gleichen, während die arboricole Art *M. silenus* durch geringere Betonung der aggressiven Dominanz abweicht.

Ähnliche Unterschiede konnten auch zwischen den boden- und baumlebenden Cercopithecidae Afrikas festgestellt werden. Auch bei *Macaca speciosa* zeigt sich, daß sich Aggressivität in Wildpopulationen sehr viel weniger äußert, als unter Gefangenschaftsbedingungen, selbst wenn diese relativ günstig sind. In Reaktion auf die nach Meinung des Verf. zu mechanistische Interpretationsweise der modernen Ethologie, verfällt Verf. in eine nur wenig befriedigende Terminologie. Sie verwendet Begriffspaare wie „voluntary“ — „involuntary“ (= „automatic“), wo lediglich Flexibilität der Reaktionsweisen gemeint ist, für die Begriffe wie angeborene Lerndisposition usw. eingeführt sind. Scheinbare Spontaneität und variable Anpassung an schnell wechselnde Außensituationen bezeichnet Verf. mit „opportunism“, „willkürliches“ Verhalten gilt ihr vereinfacht als cortical kontrolliert. Damit werden psychologische und physiologische Kategorien unzulässig vermischt sowie klar definierte Begriffe der Verhaltensphysiologie unnötig preisgegeben. Insgesamt gesehen ist die vorliegende Monographie jedoch ein wertvoller Beitrag zur Kenntnis des Primatenverhaltens. W. MAIER, Frankfurt a. M.

Chemical Mutagenesis in Mammals and Man. (Chemisch ausgelöste Mutationen bei Säugetieren und Mensch). Edited by F. VOGEL and G. RÖHRBORN. XIV; 1–519; 95 Fig. Springer Verlag, Berlin–Heidelberg–New York, 1970.

Der vorliegende Band enthält größtenteils Aufsätze, die in gekürzter Form als Vorträge auf einem Symposion anläßlich der Jahrestagung der Gesellschaft für Anthropologie und Humangenetik im Oktober 1969 in Mainz gehalten wurden. Die erweiterten und überarbeiteten Vorträge wurden durch eine Reihe weiterer Aufsätze ergänzt. Das Ganze wird durch drei größere Arbeiten eingeleitet, die insgesamt ein Viertel des Gesamtumfanges des Buches ausmachen und hervorragend in die nicht leichte Materie und ihre Problematik einführen. Der zweite Teil, rund 150 Seiten umfassend, ist vorwiegend der wissenschaftlichen Methodik gewidmet, während das letzte Drittel des Werkes — „Ergebnisse und Anwendung“ überschrieben — nochmals den weit gespannten Bogen der Fragen der chemischen Entstehung bzw. Auslösung von Mutationen aufzeigt. Abgeschlossen wird der Band durch einen Aufsatz über die Anwendung statistischer Methoden im Rahmen der Mutationsforschung.

Da jedem einzelnen Aufsatz ein Schriftenverzeichnis angefügt wurde, wird der Leser auf diesem Wege wenigstens mit den Titeln der wichtigsten zu dem jeweiligen Thema gehörenden Arbeiten anderer Autoren bekannt gemacht. Ein 16seitiger Index beschließt den Band. Genetiker, allgemein interessierte oder mit Zuchtfragen beschäftigte Biologen aber auch Pharmakologen, Pharmazeuten und nicht zuletzt Ärzte werden dieses Werk mit Gewinn benutzen.

R. SCHNEIDER, Frankfurt a. M.

WÜNSCHMANN, A.: **Die Plumpbeutler (Vombatidae).** Die Neue Brehm-Bücherei 421, A. Ziemsen Verlag Wittenberg Lutherstadt, 1970.

Bereits im Jahre 1797 begann die Entdeckungsgeschichte der Wombats, dieser eigentümlichen, dachsartigen Beuteltierfamilie mit Nagergebiß. Ehemals in großer Individuenzahl auf dem australischen Festland und den umgebenden Inseln verbreitet, sind sie in unserer Zeit noch nicht unter Naturschutz gestellt und von der Ausrottung bedroht. Obwohl einzelne Exemplare recht häufig in Zoologischen Gärten bestaunt werden können, wissen wir 174 Jahre nach der Entdeckung nur wenig über Lebensweise und Verhalten dieser Tiere. Erfreulicherweise macht uns der Autor dieses Bandes mit den Eigenheiten des „native badger“ vertraut. Mittelpunkt der Studie sind eigene Beobachtungen an einem Paar Südlicher Haarnasenwombats im Zoologischen Garten Berlin. Der Leser erhält Kenntnis über Ernährung, Fortpflanzungsverhältnisse und Jugendentwicklung, über Tag-Nacht-Aktivität, Bewegungsweisen, Körperpflege- und Schlafgewohnheiten und Lautäußerungen dieser Tiere. Diese Schilderungen werden durch eine Zusammenstellung des bisherigen Wissens über die Entdeckungsgeschichte, vermutliche Abstammung, fossile Formen, Systematik rezenter Formen und heutige Verbreitung der Wombats eindrucksvoll erweitert.

Der Band gibt einen guten Überblick über die Beuteltierfamilie Vombatidae. Es ist zu hoffen, daß er dem Anliegen des Autors gerecht wird und zu weiteren Studien anregt.

D. KRUSKA, Hannover

C 22209 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

36. BAND · HEFT 5

November 1971





VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

Klenk, K.: Das Aktivitätsmuster des Rotfuchses, *Vulpes vulpes* (L.), in einem Freilandgehege mit künstlichem Bau. — The activity of the red fox (*Vulpes vulpes* L.) in an enclosure with an artificial den .. 257
Bieber, H., und Schmidt, U.: Untersuchungen zur Haarfärbung bei Vampirfledermäusen (*Desmodus rotundus murinus* Wagner). — Studies in the coat-colour of vampire bats (*Desmodus rotundus murinus* Wagner) .. 280
Zippelius, H.-M.: Soziale Hautpflege als Beschwichtigungsgebärde bei Säugetieren. — Social grooming as an appeasing gesture in mammals .. 284
Oboussier, H., und Möller, G.: Zur Kenntnis des Gehirns der Giraffidae (Pecora, Artiodactyla, Mammalia) — ein Vergleich der Neocortex-Oberflächengröße. — On the brain of Giraffidae (Pecora, Artiodactyla, Mammalia) with special reference to the surface of the Neocortex .. 291
Tyrner, P., und Bárta, Z.: Zur Verbreitung, Bionomie und Biometrie der Gartenspitzmaus (*Crocidura suaveolens* Pallas, 1811) in Nordwestböhmen. — On the distribution, bionomy and biometry of the lesser white-toothed shrew (*Crocidura suaveolens* Pallas, 1811) in North-West Bohemia .. 297
Haring, F., und Mukhtar, A. M. S.: Kreuzung afrikanischer Haarschafe mit deutschen Merinos für Ostafrika. — Crossbreeding African Hair Sheep with German Merino Sheep of East Africa .. 304
van Bree, P. J. H.: The Rabbit-eared Barnacle, *Conchoderma auritum*, on the Teeth of the Dolphin *Stenella frontalis* .. 316
Schriftenschau .. 318

Dieses Heft enthält 2 Beilagen des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassungen in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Herren Herausgeber oder direkt an den Schriftleiter: Prof. Dr. Manfred Röhrs, Zoologisches Institut der Tierärztl. Hochschule, Hannover, Bischofsholer Damm 15.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in wenigen Zeilen anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen der Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Gesamtvertrages vom 15. 7. 1970 zu behandeln.

Sonderdrucke: An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 108,— DM zuzügl. amtl. Postgebühr. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 20,— DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.
Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde 36 (1971), H. 5, S. 257—320

Das Aktivitätsmuster des Rotfuchses, *Vulpes vulpes* (L.), in einem Freilandgehege mit künstlichem Bau

Von KARL KLENK*

Aus dem Zoologischen Museum der Universität Zürich

Eingang des Ms. 7. 3. 1971

Problemstellung

Der Rotfuchs als gewandtes, vorwiegend nachts aktives, oft in Dickungen und Wäldern umherstreichendes und in unterirdischen Bauen lebendes Raubtier ist in Freiheit für den Beobachter schwer zu fassen. Vor allem erscheint es praktisch aussichtslos, einzelne Individuen über längere Zeit zu beobachten und ihre Aktivität zu verfolgen (BURROWS 1968). Um den Aktivitätsablauf unter möglichst natürlichen Umständen kennen zu lernen, wählte ich als Methode die Direktbeobachtung in einem Freilandgehege. Ich nahm dabei von vornherein in Kauf, daß sich eine solche Intensivstudie auf wenige Individuen beschränken mußte.

Material und Methode

Für die Arbeit wurde ein Freilandgehege mit Beobachtungshochsitz errichtet (Abbildungen 1 und 2). Ein im Gehege angelegter Kunstbau bot die Möglichkeit, die Füchse jederzeit auch unter der Erde zu beobachten. Das Gehege befand sich im Reppischtal südwestlich von Zürich in einer „Diebis" genannten Geländekammer, die aus der Südwestflanke des Üetliberges herauserodiert ist. Die Diebis, ein etwa 900 m langes Seitentälchen, gehört zur Gemeinde Stallikon. Das 48 m lange und 18 m breite Gehege lag 600 m über dem Meer. Es umfaßte eine Magerwiese an einem nach Süden exponierten, 30 bis 40 Prozent geneigten Hang. An die obere, nördliche Kurzseite grenzte eine Baumschule, die übrigen Seiten flankierte ein Ahorn-Eschen-Wald. Im unteren Drittel der westlichen Seite setzte sich die Wiese außerhalb des Geheges fort.

Für die Einzäunung wählte ich ein 2 m hohes Diagonalgeflecht aus 2,8 mm dickem, verzinktem Draht und einer Maschenweite von 6 cm. Das Geflecht wurde mittels Spanndrähten senkrecht an Holzpfosten befestigt. Von der unteren Kante her ließ ich einen 60 cm breiten Drahtgeflechtstreifen schräg nach unten ins Gehegeinnere vergraben und mit dem senkrechten Geflecht verbinden. Symmetrisch dazu ließ ich an die obere Kante einen weiteren, 50 cm breiten Drahtgeflechtstreifen anfügen. Ferner wurde eine Tür für den Zugang zum Gehege eingefügt.

Das Beobachtungsfeld teilte ich von links nach rechts in drei Kolonnen und von oben nach unten in vier Zeilen ein, indem ich an den Koordinatenschnittpunkten kleine Pflöcke einschlug (Abb. 2). Im mittleren Feld der zweiten Zeile stand eine große Esche. Im linken Feld der dritten Zeile ließ ich einen Fichtenstrunk aufstellen. Im linken Feld der untersten Zeile entsprang ein 25 cm breites Bächlein, umrahmt von einer Föhrengruppe und lockerem Gebüsch, und verließ das Gehege in der unteren, linken Ecke.

Ich zimmerte einen soliden Kunstbau aus Holz und setzte in die vom Gehege abgekehrte Seitenwand eine 7 mm dicke Kristallglasscheibe ein. Diese Kiste war 80 cm lang, 60 cm breit und 50 cm hoch. Ich vergrub sie unmittelbar am rechten Gehegerand, 18 m von der rechten,

* Die Arbeit wurde ausgeführt unter der Anleitung von Prof. Dr. H. BURLA und mit Beratung durch Dr. A. BUBENIK. Sie wurde finanziell unterstützt vom Schweizerischen Nationalfonds, vom Hochschulfonds des Kantons Zürich, von der Schweizerischen Stiftung für alpine Forschungen, vom Institut für Waldbau der Eidgenössischen Technischen Hochschule und vom Eidgenössischen Veterinäramt.

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 257—279



Abb. 1. Blick vom oberen Teil des Freilandgeheges zum Beobachtungshochsitz. Im Vordergrund in der Mitte die Esche, links davon ein Pflock zur Markierung eines Koordinatenschnittpunktes. Rechts, zwischen dem Fichtenstrunk und der Föhrengruppe entspringt das Bächlein. Vom Hochsitz führt ein Kabel zum unterirdischen Beobachtungsstand. Die schrägen Holzverstrebungen im oberen Teil der Einzäunungspfosten ersetzte ich später durch Eisenwinkel

unteren Gehegeecke entfernt, etwa 1 m tief in der Erde. An die Kiste, welche die Ausmaße eines Wohnbaukessels (BEHRENDT 1955) hatte, fügte ich ein 40 cm langes Atrium. Dieser Anfangsteil der Röhre, ebenfalls aus Holz und mit quadratischem Querschnitt von 20 cm Seitenlänge, konnte wie der Kessel durch eine seitlich eingesetzte Glasscheibe überwacht werden. Ans Atrium ließ ich eine 3 m lange Zementröhre mit einem Innendurchmesser von 25 cm ansetzen. Sie führte in einer sanften S-Kurve hinauf und mündete im Gehegeinnern am Fuße eines niederen Erdhügels ins Freie. Einröhrigkeit kennzeichnet die Wurfbaue (BEHRENDT 1955).

Anschließend an den Kunstbau, aber außerhalb des Geheges, grub ich vor den beiden Glasscheiben einen 4 m langen, unterirdischen Gang und eine unterirdische Beobachtungsstation aus. Diese Anlage wurde mit Brettern überdacht und eben mit Erde zugedeckt. An dem vom Kunstbau entfernten Ende dichtete ich den Gang mit Verdunklungstüchern gegen den Beobachtungsraum ab. Außen brachte ich eine abschließbare Tür an. Vom Beobachtungsraum her war es möglich, durch den Gang zum Kessel zu gelangen und die Glasscheibe zu entfernen.

3 m vom Kessel entfernt baute ich im unterirdischen Gang eine Infrarotfernsehkamera ein. Es handelt sich um eine Luxor-Kamera mit einer Brennweite von 25 mm und einer Resistron-Fernsehaufnahmeröhre für infrarotes Licht des Typs 2000 IND der Firma Heimann GmbH, Wiesbaden-Dotzheim. Hinter der Kamera stellte ich einen Infrarotscheinwerfer auf, der nur unsichtbares Licht ausstrahlte. Reh, Hirsch und Przewalskipferd reagieren nicht auf Infrarotlicht, der Waldkauz sucht es auf, das Wildschwein flieht es (BUBENIK 1960). In der Retina des Rotfuchses löst das Infrarotlicht keine Reaktion aus (PFISTER 1969, unveröffentlicht). Die Fernsehkamera übertrug das Bild von Kessel und Atrium auf einen Monitor auf dem Beobachtungshochsitz.

Um mit einem Kopfhörer auf dem Hochsitz auch die Geräusche aus dem Kunstbau abhören zu können, versenkte ich in eine vorbereitete Plastikröhre über der Kesseldecke ein Mikrophon. Weiter befestigte ich im Kessel ein Präzisionsthermometer mit einer genügend großen Skala, so daß die Temperatur im Fuchsbau auf dem Fernsehschirm abgelesen werden konnte.

Der Hochsitz, ein aus Brettern gezimmertes Häuschen, stand auf 6 m hohen Pfählen unmittelbar bei der rechten, unteren Ecke des Geheges. Durch einen 30 cm hohen und gut einen Meter langen Fensterschlitz ließ sich das ganze Gehege überblicken.

Bei Dunkelheit beobachtete ich durch ein transportables Nachtsichtgerät. Es handelt sich um ein einäugiges Infrarot-Nachtsichtgerät BWI 71 der Firma Heimann GmbH in Wiesbaden-Dotzheim. Das Zeiss-Objektiv hat eine Brennweite von 180 mm und einen Linsendurchmesser von 64 mm. Im Fensterrahmen des Hochsitzes befestigte ich ein Klemmstativ für das Gerät. Beim Beobachten durch das Nachtsichtgerät konnte man gleichzeitig nur einen Teil des Geheges überblicken. Der Durchmesser des Blickfeldes auf eine Distanz von 50 m betrug senkrecht zur Blickrichtung 5,5 m. Die Bildwandlerröhre des Gerätes lieferte ein punktscharfes, vergrößertes Bild, das jedoch für jede Distanz wieder neu eingestellt werden mußte.

Die Stromversorgung der Beobachtungsgeräte geschah ohne störende Geräusche durch ein 450 m langes Freiluftkabel, das ich mit dem Beistand eines Elektrikers durch den Wald verlegte. So wurde es auch möglich, den Hochsitz im Winter elektrisch zu heizen. Ein schwaches, gut abgeschirmtes Lämpchen beleuchtete nachts das Protokollblatt. Verdunklungstücher verhinderten weitgehend, daß Licht vom Hochsitz ins Freie gelangte.

Am 20. Juni 1968 setzte ich zwei Jungfüchse ins Gehege ein, und zwar einen Rüden und eine Fähe (Fähe$_1$). Aus der Vorgeschichte der beiden Jungfüchse ist folgendes bekannt: Den Rüden erhielt der Wildhüter des Reviers Stallikon I am 3. Mai aus Rümlang. Bei einem großen Bau, der begast werden mußte, war der Jungfuchs eingefangen worden, als er gerade von einem Ausgang zurückkehrte. Seine Augen waren noch hellblau. Die Fähe wurde bei einer Abfallgrube in Oberengstringen mit einer Kastenfalle gefangen. Ein Geheck von etwa vier Jungfüchsen hatte dort unter den umherliegenden Balken einen Unterschlupf gefunden. Der Wildhüter erhielt die Fähe am 19. Mai. Beide Jungfüchse lebten dann bei ihm in Ringlikon. Die letzten anderthalb Wochen bevor sie ins Freilandgehege eingesetzt wurden, verbrachten sie in einem gemeinsamen Käfig in der Blockhausfuchsfarm auf der Waldegg.

Der Rüde und die Fähe nahmen den Kunstbau sogleich an und vertrugen sich stets

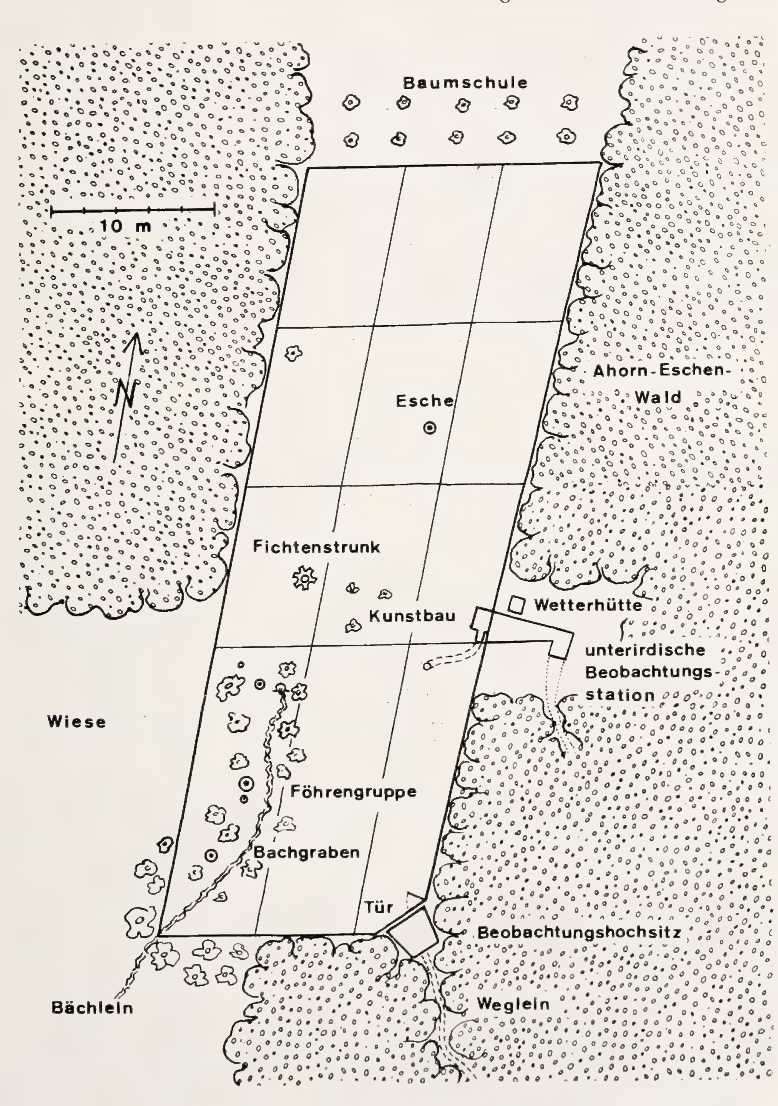


Abb. 2. Plan des Freilandgeheges

gut miteinander. Die Fähe entwich Anfang März 1969, kurz vor dem Zeitpunkt, da sie vermutlich Junge zur Welt gebracht hat. Anfang Mai konnte dann aber der Wildhüter von Häusermoos Kanton Bern in seinem Revier eine etwa vierjährige Fähe samt ihren sechs ungefähr fünf Wochen alten Welpen einfangen. Von den Welpen setzte ich drei Rüden (Welpe$_1$, Welpe$_3$ und Welpe$_4$) und eine Fähe (Welpe$_2$) mit der Mutter (Fähe$_2$) zu dem alten Rüden ins Gehege ein. Bei den Welpen entspricht der Index der Rangfolge des Gewichtes, Welpe$_4$ war am schwersten. Der Rüde adoptierte die fremden Welpen sogleich, trug ihnen unermüdlich Fleisch zu und duldete auch die neue Fähe neben sich im Bau.

Ich fütterte die Füchse reichlich, aber unregelmäßig, um eine Dressur auf den Zeitpunkt der Fütterung zu verhindern. Solange die Welpen klein waren, fütterte ich täglich, sonst alle ein bis zwei Tage und zwischenhinein hie und da erst nach drei Tagen. Der Hauptanteil des Futters bestand aus Schlachthofabfällen. Durchschnittlich zweimal in der Woche verfütterte ich Fallwild oder Hühner, Tauben, Meerschweinchen oder Mäuse. Beim Fallwild handelte es sich meist um Rehkeulen, Rehinnereien, Eichhörnchen oder Krähen. Einmal schleppte ich zwei ausgetragene tote Kuhkälber ins Gehege. Bei mildem Wetter setzte ich den Füchsen regelmäßig auch lebende Hühner vor. Die wilden Kirschen, die ins Gehege fielen, wurden sogleich verzehrt, ebenso die vielen Kilogramm Fallobst, die ich im Herbst ins Gehege streute.

Ich kennzeichnete die Füchse individuell durch Kupieren der Ohrspitzen und mit schwarzer Geigy-Vogelmarkierfarbe. Auf Grund dieser Markierung konnten die Füchse auch mit dem Nachtsichtgerät rasch identifiziert werden. Die Farbmarken mußten jedoch mehrmals erneuert werden. Ins Ohr des Rüden nietete ich versuchsweise ein Plastikfähnchen, das ich mit selbstklebender Scotchlite Reflexfolie überzogen hatte. Diese Markierung war sehr wirkungsvoll, sie wurde aber von den beiden Füchsen mit vereinten Kräften innerhalb zwei Wochen ausgerissen. Weiter paßte ich dem Rüden ein Halsband aus gelbem Hartplastik an. Doch schon nach kurzer Zeit verfing sich der Fuchs mit einem Vorderbein darin. Sogleich entfernte ich das Halsband wieder.

Alle Füchse impfte ich gegen Tollwut, Fähe$_2$, bevor ich sie ins Gehege einsetzte, die übrigen im Alter von rund sechs Monaten.

Neben vielen Einzelbeobachtungen führte ich vom September 1968 bis Ende August 1969 vier eintägige und 23 zweitägige Dauerbeobachtungen durch. In Tabelle 1 sind die Beobachtungstage zusammengestellt. Eine einzelne Dauerbeobachtung gliederte sich in eine zweistündige Vorperiode, in eine oder zwei 24stündige Hauptperioden und in eine einstündige Nachperiode. Die Hauptperioden begannen in der Regel um Mitternacht (Tab. 1).

Meine Mitarbeiter und ich besorgten das Protokollieren in Ablösungen. In der Regel dauerte eine Schicht 4 bis 6 Stunden. Auf ein vorbereitetes Protokollblatt wurde für jeden Fuchs notiert, ob er sich im Bau oder im Freien aufhält, ob er liegt, sitzt, steht oder sich fortbewegt. Spätestens zu dem Zeitpunkt, da ein Fuchs eine neue Tätigkeit aufnahm, wurde ein neuer Eintrag gemacht. Solange nur ein oder zwei Füchse gleichzeitig beobachtet wurden,

Tabelle 1

Die 50 Beobachtungstage

Im Oktober und am 4. November beginnt die Hauptbeobachtungsperiode um 12 Uhr und dauert bis um 12 Uhr des folgenden Tages; am 29. November beginnt sie um 6 Uhr und dauert bis 6 Uhr des 30. November; an allen übrigen Tagen beginnt sie um Mitternacht.

Jahr	Monat	Tage
1968	September	21, 28
	Oktober	7, 8, 14, 15, 21, 22
	November	4, 29
	Dezember	10, 11, 27, 28
1969	Januar	3, 4, 9, 10, 21, 22, 28, 29
	Februar	13, 14
	März	5, 6
	April	1, 2, 17, 18, 30
	Mai	1, 2, 3, 19, 20
	Juni	2, 3, 16, 17, 30
	Juli	1, 14, 15, 29, 30
	August	14, 15, 25, 26

war es auch nachts möglich, sie über lange Zeiträume dauernd im Blickfeld zu behalten. Bei sechs Füchsen, und auch schon bei zweien, wenn sie sich weit voneinander entfernten, war es nötig, das Beobachtungsfeld mit dem Nachtsichtgerät dauernd und systematisch abzutasten.

Neben vielen Randbemerkungen wurden zusätzlich zu den bereits erwähnten auch folgende Tätigkeiten protokolliert: Fressen, Trinken, Koten, Harnen, Sich-Lecken, Sich-Kämmen, Sich-Kratzen, Sich-Wälzen, Gähnen, Sich-Strecken, Sich-Schütteln, Nasen-Nasenkontakt, soziale Pelzpflege, Pföteln, Wittern am Lippenwinkel, Verfolgungsjagen, Drohen, Kämpfen, Graben und einige weitere, seltene Verhaltensweisen. Turbulente Szenen oder interessante Sequenzen wurden zum Teil zuerst auf einen Cassetten-Recorder akustisch protokolliert. Nach Möglichkeit hielten wir auch den Ort der verschiedenen Tätigkeiten fest.

Über den Rüden liegen 50 ganztägige Protokolle vor, über $Fähe_1$ 23, über $Fähe_2$ 16 und über die vier Welpen je 8.

Am 28. Dezember fiel in der 23. und 24. Tagesstunde der Strom aus. Am 21. Januar lag in der erstenTagesstunde dichter Nebel über dem Gehege. Die Protokolle dieser drei Stunden enthalten daher Lücken. Für die statistische Auswertung ersetzte ich sie durch vollständige Protokolle gleicher Tagesstunden aus der Vor- und Nachperiode der gleichen Dauerbeobachtung. Am 29. November verflüchtigte sich der Nebel erst gegen den Morgen. Die Hauptperiode dieser Dauerbeobachtung beginnt daher erst um 6 Uhr.

Für jeden Fuchs und für jede Beobachtungsstunde bestimmte ich die Dauer in Minuten oder die Frequenz der einzelnen Tätigkeiten. Aus den Daten der fünfzig 24stündigen Hauptbeobachtungsperioden ließ ich auf dem IBM-360/40-Computer im Rechenzentrum der Universität Zürich eine Auswahl aus folgenden Durchschnitten mit ihren 5⁰/₀-Vertrauensintervallen berechnen:

$$\text{Durchschnitt}_{i,\,j,\,k,\,l} \pm \text{Vertrauensintervall}_{i,\,j,\,k,\,l}$$

i bezeichnet den Fuchs.
j bezeichnet den Tagesabschnitt, nämlich eine der 24 Tagesstunden oder eines der vier Tagesquartale oder den ganzen Tag.
k bezeichnet den Jahresabschnitt, nämlich eine der zehn Gruppen aus je fünf aufeinander folgenden Hauptbeobachtungsperioden (= Fünferperioden 1 bis 10) oder eine der fünf Gruppen aus je zehn aufeinander folgenden Hauptbeobachtungsperioden (= Zehnerperioden 1 bis 5) oder die Gruppe aus allen Hauptbeobachtungsperioden.
l bezeichnet eine der 29 unterschiedenen Tätigkeiten.

Für jede der fünfzig Hauptbeobachtungsperioden bestimmte ich mit Hilfe der Tabellen von SCHÜTTE (1963) den morgendlichen und den abendlichen Zeitpunkt der bürgerlichen Dämmerung. Sowohl für die Tag- als auch für die Nachtperiode ließ ich die Gesamtdauer folgender 5 Tätigkeiten einzeln berechnen: Aktivität im Bau, Aktivität im Freien, Gesamtaktivität, Aufenthalt im Bau und Aufenthalt im Freien. Neben diesen Absolutwerten wurden auch die relativen Werte, bezogen auf die Dauer der Tag-, beziehungsweise Nachtperiode bestimmt. In analoger Weise wie oben ließ ich Durchschnitte berechnen.

Tabelle 2 gibt Auskunft über die 26 berücksichtigten Wetterfaktoren, über den Ort und die Häufigkeit der Messungen und über die Meßinstrumente. Die spherics-Werte aus Payerne mußten zuerst von den automatisch registrierten, kontinuierlichen Voltmeterdiagrammen zu stündlichen Werten integriert werden, die spherics-Werte aus Ravensburg entsprechend von den automatisch registrierten Punktschreiberdiagrammen. Die Temperatur im Bau wurde erst ab 29. November gemessen, Windrichtung und Windstärke erst ab 5. März und die Luftfeuchtigkeit B erst ab 19. Mai. Die spherics-Werte aus Payerne fehlen vom 19. Mai bis zum 15. Juli, und die spherics-Werte der Intensität A aus Ravensburg sind nur lückenhaft vorhanden.

Tabelle 2

Die berücksichtigten Wetterfaktoren

(—) bedeutet, daß nicht für die gesamte Beobachtungszeit Werte vorliegen. Für die Faktoren 1—16 liegen stündliche Ablesungen vor, für 16 zusätzlich die stündlichen Werte der sechs vorangehenden Tage; für 17—26 tägliche, zusätzlich die Werte der drei vorangehenden Tage. 18 wurde von 7.30 bis 7.30 Uhr des folgenden Tages gemessen; 13—15 in der Außenstelle Weißenau bei Ravensburg des Astronomischen Institutes der Universität Tübingen, 100 km vom Gehege entfernt; 16 in der Station aérologique de Payerne, 130 km vom Gehege entfernt; 6, sowie 18—23 von der Eidgenössischen Anstalt für das forstliche Versuchswesen in Birmensdorf, 2 km vom Gehege entfernt, 550 m über dem Meer; 24—26 von der Schweizerischen Meteorologischen Zentralanstalt Zürich, 7 km vom Gehege entfernt, 560 m über dem Meer; 2 im Bau, die übrigen im Gehege.

Wetterfaktor	Meßinstrument
1 Temperatur im Freien	Thermohygrograph/Haushaltsthermometer
2 Temperatur im Bau (—)	Präzisionsthermometer
3 Niederschlagsdauer	
4 Regenintensität	subjektiv
5 Schneefallintensität	subjektiv
6 Luftfeuchtigkeit A	Thermohygrograph in Wetterhütte in 2 m Höhe (A),
7 Luftfeuchtigkeit B (—)	auf Bodenhöhe (B)
8 Bedeckungsgrad	
9 Sonnenscheindauer	
10 Windstärke (—)	vereinfachte Beaufort Skala
11 Windrichtung (—)	Windfahne / Stoffstreifen
12 Helligkeit der Nacht	Lunasix-3-Belichtungsmesser
13 spherics A	
14 spherics B	
15 spherics C	
16 spherics P	
17 Mondphase	
18 Niederschlagsmenge	Regenmesser in 1 m Höhe
19 Zirkumglobalstrahlung	Kugelpyranometer Bellani
20 Globalstrahlung	Sternpyranometer
21 mittlere Tagestemperatur	Thermograph } in Wetterhütte in 2 m Höhe
22 Temperaturmaximum	Maximumthermometer } in Wetterhütte in 2 m Höhe
23 Temperaturminimum	Minimumthermometer } in Wetterhütte in 2 m Höhe
24 Luftdruck	
25 Frontendurchzug	
26 Schneehöhe	

Auf dem IBM-360/40-Computer ließ ich im ganzen 232 multiple lineare Regressionen berechnen. Als unabhängige Variablen setzte ich Wetterfaktoren ein, als abhängige Variable die Gesamtaktivität des Rüden.

Obwohl 1200 Beobachtungsstunden zur Verfügung standen, war es unmöglich, eine einzige Regression über das ganze Datenmaterial zu berechnen, weil die Tagesstunde und die Jahreszeit die Aktivität stark beeinflussen, beide Bedingungen aber nicht als unabhängige Variablen berücksichtigt wurden. Für eine Covarianzanalyse fehlten uns die Subroutine-Unterprogramme. Daher berechneten wir zunächst 222 Regressionen für die vierte, siebente, vierzehnte oder einundzwanzigste Tagesstunde im ersten, zweiten oder dritten Viermonatsintervall. Die Jahreszeit, „gemessen" in Zweimonatsintervallen, kann so als „quantitative Größe", nämlich als erstes oder zweites Zweimonats-

Tabelle 3

Tägliche Dauer von acht Tätigkeiten in Prozenten des 24-h-Tages

Es sind die Durchschnitte mit ihren 5 %-Vertrauensintervallen angegeben. Die Summe jeder Zeile ohne die Aufenthaltsdauer im Freien beträgt 100 %. Rüde: n = 50 Zeitmessungen, über das ganze Jahr verteilt; Fähe$_1$: n = 23, im Herbst und Winter; Fähe$_2$: n = 16, im Frühling und Sommer; Welpen: n = je 8, im Sommer

	im Bau			im Freien				
	Liegen	Sitzen	Stehen	Liegen	Sitzen	Stehen	Lokomotion	Aufenthalt
Rüde	61,1 ± 2,6	0,6 ± 0,1	1,7 ± 0,3	7,8 ± 1,2	0,5 ± 0,1	2,1 ± 0,4	26,2 ± 2,8	36,6 ± 2,7
Fähe$_1$	78,6 ± 3,1	1,9 ± 0,4	2,7 ± 0,6	2,9 ± 1,1	1,2 ± 0,4	1,3 ± 0,4	11,3 ± 2,3	16,8 ± 3,1
Fähe$_2$	52,8 ± 5,2	0,2 ± 0,1	0,5 ± 0,3	33,2 ± 4,7	2,8 ± 1,8	1,2 ± 0,5	9,3 ± 2,3	46,5 ± 5,3
Welpe$_1$	33,1 ± 7,7	0,1 ± 0,1	0,2 ± 0,1	38,8 ± 6,9	1,3 ± 0,7	2,9 ± 1,1	23,5 ± 5,4	66,5 ± 7,6
Welpe$_2$	47,2 ± 7,9	0,2 ± 0,1	0,4 ± 0,2	28,0 ± 6,6	1,9 ± 1,1	2,4 ± 1,0	20,0 ± 5,1	52,2 ± 8,0
Welpe$_3$	61,4 ± 7,9	0,1 ± 0,1	0,5 ± 0,2	13,7 ± 4,7	0,8 ± 0,7	1,9 ± 1,1	21,6 ± 5,5	38,0 ± 8,0
Welpe$_4$	13,4 ± 5,7	$< 0,1$	0,1 ± 0,1	58,5 ± 6,8	1,5 ± 1,0	2,5 ± 0,9	23,9 ± 5,4	86,4 ± 5,0

intervall, in die Regression eingehen. Entsprechend unterschieden wir bei der Mondphase nur zwischen Vollmond und Leermond und bei der Windrichtung nur zwischen Wind vom Beobachter weg (oder Windstille) und zu ihm hin.

Für die einzelne Regression berücksichtigten wir zwischen sechs und neun Wetterfaktoren und zwischen vierzehn und zwanzig Beobachtungstage. Mit den Daten einer bestimmten Tagesstunde aus einem bestimmten Zeitintervall berechneten wir stets eine ganze Reihe von Regressionen. In einer solchen Reihe ließen wir systematisch einzelne Wetterfaktoren und ganze Gruppen korrelierter Wetterfaktoren weg. Aus dem Vergleich der Bestimmtheitsmaße geht dann hervor, welche Faktoren die Aktivität am ehesten beeinflussen. Faktoren ohne jeden Einfluß berücksichtigen wir in den nachfolgenden Regressionsreihen nicht mehr. Schließlich berechneten wir eine Reihe aus zehn Regressionen für die tägliche Gesamtaktivität des Rüden an den fünfzig Beobachtungstagen. An Stelle der Jahreszeit setzten wir die Tageslänge als unabhängige Variable ein.

Die tägliche Aktivität der Füchse

In Tabelle 3 ist die tägliche Dauer von acht Haupttätigkeiten der sieben Füchse aufgeführt. Im Bau verbrachte der Rüde den größeren Teil der Zeit liegend. Das Stehen, mit oder ohne Körperpflege, Kampfspiele und das Sitzen nahmen daneben nur eine kleine Zeitspanne ein. Auch im Freien war der zeitliche Anteil für das Stehen und das Sitzen nur gering, wenn auch etwas größer als im Bau. Den größeren Teil der im Freien verbrachten Zeit war der Rüde in Bewegung. Seltener lag er. Er hielt sich etwa halb so lange im Freien auf als im Bau.

Der Rüde war mehr als doppelt so lange lokomotorisch aktiv als die beiden Fähen, nur wenig länger als die Welpen[1]. Die Fähen scheinen länger zu sitzen als die Rüden.

Die Füchse teilen ihre Zeit gewissermaßen auf zwischen Lokomotion und Liegen. Reines Sitzen und Stehen erscheinen bloß als Übergangstätigkeiten, bei Unschlüssigkeit (Konfliktverhalten) oder bei Unsicherheit, zum Beispiel durch Störung. Daneben sind Sitzen und Stehen Rahmenhandlung beim Fressen und beim Komfortverhalten.

Die Aufenthaltsdauer im Freien und die Dauer des Liegens im Freien hängen nicht nur von den individuellen Eigenheiten der einzelnen Füchse und vermutlich von ihrer sozialen Stellung ab, sondern auch von der Jahreszeit.

Bei allen sieben Füchsen ist die Rangordnung der Haupttätigkeiten dieselbe: am meisten Zeit verbringen die Füchse liegend, gesichert weniger Zeit verbringen sie in Bewegung, und den kleinen Rest verbringen sie stehend oder sitzend.

Freilebende Wölfe, *Canis lupus* L., wanderten während 34 % der beobachteten Zeit (Kelsall 1957), waren also länger in Bewegung als die Füchse im Diebisgehege. Löwe, Leopard, Jaguar und Puma (*Panthera leo* [L.], *P. pardus* [L.], *P. onca* [L.], *Puma concolor* True) ruhten im Zoo weniger lange als die Füchse im Gehege (Haas 1958), der Tiger, *Panthera tigris* (L.), fast so lange.

Das tageszeitliche Aktivitätsmuster

Abbildung 3 zeigt die Aktivität des Rüden im Bau. Es sind die 24 Durchschnitte der einzelnen Tagesstunden aus allen 50 Hauptbeobachtungsperioden zusammengestellt. Die Aktivität ist in dieser Arbeit definiert als die Summe aller Minuten, die lokomotorisch (im Bau unmöglich) oder stehend zugebracht wurden. Ebenfalls hinzugezählt werden jene Minuten, die sitzend mit anhaltender, lebhafter Körperpflege oder liegend mit heftigen Kampfspielen zugebracht wurden.

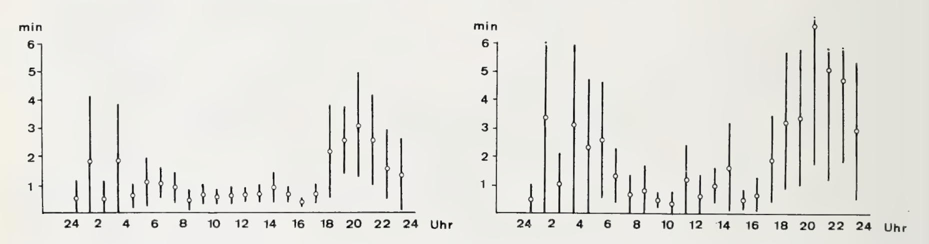


Abb. 3 (links). Aktivität des Rüden im Bau, gesondert nach den 24 Tagesstunden. Jedes Kreislein gibt die durchschnittliche Dauer in Minuten während einer bestimmten Tagesstunde an. Die Striche bezeichnen das 5 %-Vertrauensintervall. Die Daten beruhen auf 50 Beobachtungstagen zu 24 Stunden, daher n = 1200. Die Beobachtungen verteilen sich über ein Jahr. Es wurde der gleiche Maßstab verwendet wie in den Abb. 4 und 5, nämlich zehnfach überhöht im Vergleich zu den übrigen Histogrammen (Abb. 6 bis 14) — *Abb. 4 (rechts).* Aktivität der $Fähe_1$ im Bau, gesondert nach den 24 Tagesstunden. Die Daten beruhen auf 23 Beobachtungstagen zu 24 Stunden im Herbst und im Winter, daher n = 552. Aufbau wie in Abb. 3

Die Aktivität des Rüden im Bau ist gering, und die Unterschiede zwischen verschiedenen Tageszeiten sind klein. Sie erreicht ihr Maximum in der 21. Tagesstunde, am Übergang von der Ruheperiode zur nächtlichen Aktivitätsperiode. Am Morgen läßt sich hingegen beim Übergang zur Ruheperiode kein Ansteigen der Aktivität im Bau nachweisen. Tagsüber war der Rüde sehr wenig, aber regelmäßig aktiv im Bau; die Streuung der Durchschnitte ist klein. Nachts jedoch, wo er sich normalerweise größten-

[1] Junge Rüden wandern auch weiter als junge Fähen (Jensen 1969 und van Haaften 1969).

teils im Freien aufhielt, ist die Streuung größer. Auch die unregelmäßig und sprunghaft sich ändernden Durchschnitte im ersten Tagesquartal deuten daraufhin, daß es sich hier um ein gelegentliches Ausweichen oberirdischer Aktivität unter die Erde handelt.

Abbildung 4 veranschaulicht die Aktivität der Fähe$_1$ im Bau. Fähe$_1$ verhielt sich gleich wie der Rüde (Abb. 3). Insbesondere liegt der abendliche Gipfel in der gleichen Stunde. Die Streuung der Durchschnitte ist bei Fähe$_1$ größer als beim Rüden, weil hier nur knapp halb so viele Beobachtungsprotokolle vorliegen. Die Durchschnitte des Rüden und der Fähe$_1$ schwanken meist gleichsinnig von Stunde zu Stunde, da sich die beiden Füchse in ihrer Aktivität im Bau offenbar gegenseitig beeinflußten. Die Durchschnitte der Fähe$_1$ sind fast alle größer als die entsprechenden des Rüden. Bei den durchschnittlichen Tagessummen der Aktivität im Bau besteht ein gesicherter Unterschied zwischen den beiden Füchsen. Bildet man jedoch die Durchschnitte auch für den Rüden nur aus den gleichen 23 Beobachtungstagen wie für Fähe$_1$, so verschwindet dieser Unterschied.

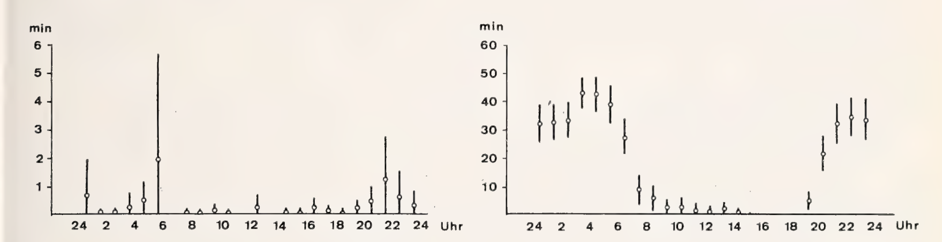


Abb. 5 (links). Aktivität der Fähe$_2$ im Bau, gesondert nach den 24 Tagesstunden. Die Daten beruhen auf 16 Beobachtungstagen zu 24 Stunden in den Monaten Mai bis August, daher n = 384. Aufbau wie in Abb. 3 — *Abb. 6 (rechts).* Aktivität des Rüden im Freien, gesondert nach den 24 Tagesstunden. n = 1200. Aufbau wie in Abb. 3

Fähe$_2$ war besonders wenig aktiv im Bau (Abbildung 5). Auch hier entspricht die Dauer der Aktivität derjenigen des Rüden zur gleichen Jahreszeit.

Die Aktivität im Bau in den vier Tagesquartalen ist für die sieben Füchse in Tabelle 4 zusammengestellt. Da die Füchse zum Teil nacheinander beobachtet wurden, spielen in dieser und in der folgenden Tabelle sowie in den Abbildungen über die Aktivität der Fähen und der Welpen neben den individuellen Besonderheiten der Tiere auch jahreszeitliche Einflüsse eine Rolle.

Im Freien ist die Aktivität des Rüden nachts groß und tagsüber nur gering (Abbildung 6). Zwischen 16 und 19 Uhr wurde überhaupt keine Aktivität im Freien fest-

Tabelle 4

Durchschnittliche Dauer der Aktivität im Bau in Minuten pro Stunde

Fuchs	n	Tagesquartal			
		1	2	3	4
Rüde	50	1,08 ± 0,55	0,72 ± 0,17	0,65 ± 0,14	2,20 ± 0,59
Fähe$_1$	23	2,19 ± 1,01	0,83 ± 0,33	1,09 ± 0,42	4,43 ± 1,37
Fähe$_2$	16	0,58 ± 0,68	0,05 ± 0,06	0,13 ± 0,10	0,50 ± 0,33
Welpe$_1$	8	0,06 ± 0,15	0,17 ± 0,21	0,13 ± 0,11	0,10 ± 0,17
Welpe$_2$	8	0,23 ± 0,24	0,25 ± 0,34	0,10 ± 0,11	0,33 ± 0,38
Welpe$_3$	8	0,08 ± 0,12	0,42 ± 0,31	0,17 ± 0,14	0,50 ± 0,37
Welpe$_4$	8	0,13 ± 0,21	0,04 ± 0,10	0,04 ± 0,07	0,02 ± 0,05

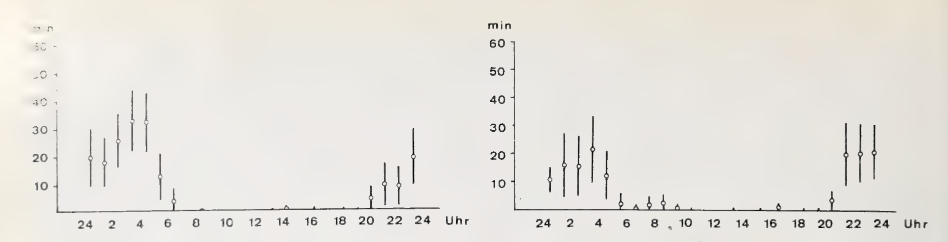


Abb. 7 (links). Aktivität der Fähe₁ im Freien, gesondert nach den 24 Tagesstunden. n = 552. Aufbau wie in Abb. 4 — *Abb. 8 (rechts).* Aktivität der Fähe₂ im Freien, gesondert nach den 24 Tagesstunden. n = 384. Aufbau wie in Abb. 5

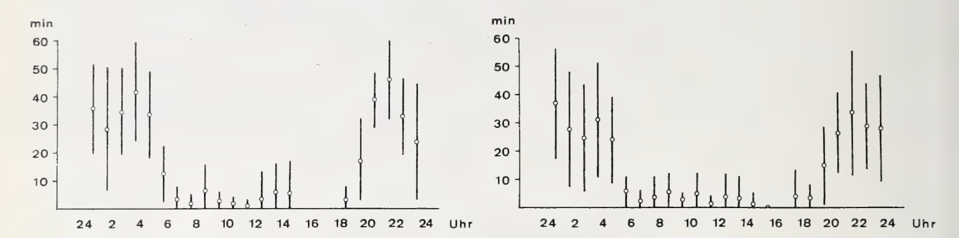


Abb. 9 (links). Aktivität des Welpen₁ im Freien, gesondert nach den 24 Tagesstunden. Die Daten beruhen auf acht Beobachtungstagen zu 24 Stunden in den Monaten Juli und August, daher n = 192. Aufbau wie in Abb. 3 — *Abb. 10 (rechts).* Aktivität des Welpen₂ im Freien, gesondert nach den 24 Tagesstunden, n = 192. Aufbau wie in Abb. 9

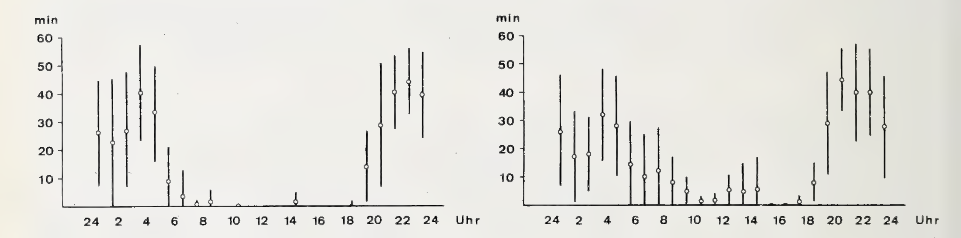


Abb. 11, (links). Aktivität des Welpen₃ im Freien, gesondert nach den 24 Tagesstunden. n = 192. Aufbau wie in Abb. 9 — *Abb. 12 (rechts).* Aktivität des Welpen₄ im Freien, gesondert nach den 24 Tagesstunden. n = 192. Aufbau wie in Abb. 9

gestellt. In der 20. Tagesstunde beginnt sie rasch zuzunehmen. In den drei Stunden vor und den drei nach Mitternacht war der Rüde durchschnittlich gut die Hälfte der Zeit aktiv. Das Aktivitätsmaximum findet sich in der vierten und fünften Tagesstunde. In den folgenden drei Stunden nimmt die Aktivität im Freien erst langsam, dann rasch ab. Im Laufe der Vormittags- und der frühen Nachmittagsstunden sinkt sie langsam auf Null zurück. Alle 24 Durchschnitte liegen auf einer eingipfligen Kurve.

Der Unterschied zwischen dem größten und dem kleinsten Stundendurchschnitt ist bei der Aktivität im Freien 16mal größer als bei der Aktivität im Bau. Da nun weiter der maximale Stundendurchschnitt der Aktivität im Bau sehr klein ist, wird die Gesamtaktivität größtenteils durch die Aktivität im Freien bestimmt.

Abbildungen 7 und 8 zeigen die Aktivität im Freien bei Fähe₁ und Fähe₂. Auch bei den Fähen liegt das Maximum in der vierten Tagesstunde. Die Aktivität im Freien beginnt jedoch bei beiden Fähen am Abend durchschnittlich später als beim Rüden, und die Durchschnitte nehmen entsprechend später zu als bei diesem. Bei Fähe₁ bleiben sie besonders lange klein. Sie bilden um Mitternacht kein Plateau aus, sondern scheinen bis

zum Maximum mehr oder weniger linear zuzunehmen. Dann nehmen sie etwa doppelt so rasch wieder ab und erreichen den Nullpunkt viel früher als beim Rüden. Auch bei Fähe$_2$ nehmen die Durchschnitte nach dem Maximum rascher ab, eine kleine Aktivität im Freien bleibt jedoch bis in die späteren Vormittagsstunden erhalten. In den Stunden vor Mitternacht erreicht sie bei Fähe$_2$ fast maximale Werte, und in der ersten Tagesstunde fällt sie auf den halben Wert zurück, so daß hier eine zweigipflige Kurve vorliegt.

Die Abbildungen 9 bis 12 zeigen die Aktivität der Welpen im Freien. Die stündlichen Durchschnitte streuen stark, da die Daten von nur acht Beobachtungstagen stammen. Bei allen vier Welpen zeigt sich zwar ein Nebengipfel in der vierten Tagesstunde, die Maxima liegen jedoch schon vor oder kurz nach Mitternacht. Wie bei Fähe$_2$ zeichnen sich bei den Welpen zwei nächtliche Gipfel in der Aktivitätskurve ab.

Die Aktivität im Freien in den vier Tagesquartalen ist für die sieben Füchse in Tabelle 5 zusammengestellt. Die adulten Füchse waren im ersten Tagesquartal am längsten aktiv, alle Füchse im dritten am wenigsten und im vierten länger als im zweiten.

Tabelle 5

Durchschnittliche Dauer der Aktivität im Freien in Minuten pro Stunde

Fuchs	n	Tagesquartal 1	2	3	4
Rüde	50	37,30 ± 2,55	8,37 ± 2,15	0,79 ± 0,67	21,29 ± 2,87
Fähe$_1$	23	23,09 ± 4,21	0,65 ± 0,77	0,14 ± 0,22	6,70 ± 2,76
Fähe$_2$	16	13,03 ± 3,90	0,96 ± 0,84	0,27 ± 0,38	11,04 ± 3,73
Welpe$_1$	8	31,06 ± 7,21	2,96 ± 2,05	2,54 ± 2,91	26,92 ± 7,33
Welpe$_2$	8	24,96 ± 7,65	3,48 ± 2,33	2,25 ± 2,53	22,77 ± 7,16
Welpe$_3$	8	26,73 ± 7,86	1,19 ± 1,73	0,29 ± 0,69	28,35 ± 7,81
Welpe$_4$	8	22,67 ± 6,87	6,42 ± 4,10	2,96 ± 2,72	31,56 ± 7,21

Das jahreszeitliche Aktivitätsmuster

Tabelle 6 veranschaulicht die Änderung der täglichen Aktivität des Rüden im Verlaufe eines Jahres. Im Bau ist die Aktivität im Winter größer als im Sommer, im Freien ist sie im Winter kleiner als im Sommer. Im Winter spielte sich etwa ein Viertel der Aktivität im Bau ab, im Sommer war der Rüde fast nur im Freien aktiv. Die Gesamtaktivität ist im Sommer signifikant größer als im Winter.

Tabelle 7 zeigt das jahreszeitliche Aktivitätsmuster der Fähen. Ihre Aktivität im Bau verändert sich im Laufe des Jahres gleichsinnig wie beim Rüden. In keiner Zehnerperiode unterscheidet sie sich signifikant vom entsprechenden Wert des Rüden. Im Freien sind die jahreszeitlichen Unterschiede bei den Fähen kleiner als beim Rüden. Er war stets signifikant länger aktiv als die Fähe, ausgenommen im Dezember und Januar. Bei den Fähen spielte sich in allen Zehnerperioden ein größerer Anteil der Gesamtaktivität im Bau ab als beim Rüden. Fähe$_1$ war im Dezember und Januar im Bau fast halb so lange aktiv wie im Freien.

Folgende Tatsachen legen den Schluß nahe, daß das winterliche Maximum der Aktivität im Bau durch das Zusammentreffen von Ranzzeit und tiefen Außentemperaturen entstanden ist. Wiederholt konnten wir beobachten, wie die Füchse bei tiefen Temperaturen beim Verlassen der Röhre erst lange zögerten oder mehrmals nur den Kopf

Tabelle 6

Durchschnittliche Zeit in Minuten pro Stunde, während welcher der Rüde im Bau und im Freien aktiv war, für fünf Perioden zu zehn Beobachtungstagen.

Zusätzlich sind die Prozentwerte der Aktivität im Bau bezogen auf die Aktivität im Freien aufgeführt.

Zehnerperiode	21. September bis 29. November 1	10. Dezember bis 22. Januar 2	28. Januar bis 18. April 3	30. April bis 17. Juni 4	30. Juni bis 26. August 5
Aktivität im Bau	1,47 ± 0,60	2,56 ± 0,90	1,19 ± 0,41	0,32 ± 0,11	0,28 ± 0,13
Aktivität im Freien	17,32 ± 3,35	10,64 ± 2,86	14,51 ± 3,41	22,17 ± 3,82	20,04 ± 3,63
Aktivität im Bau in % der Aktivität im Freien	8,5 %	24,0 %	8,2 %	1,4 %	1,4 %

ins Freie streckten und dann für eine weitere viertel oder halbe Stunde oder für noch länger in den Kessel zurückkehrten. Es kam sogar vor — allerdings selten —, daß ein Fuchs im Winter den Bau während eines ganzen Beobachtungstages überhaupt nicht oder nur für weniger als eine halbe Stunde verließ. Dies ist verständlich, kann doch die Temperatur im Kessel im Winter bis zu 11° C höher sein als die Außentemperatur. Weiter kümmerten sich die adulten Füchse außerhalb der Ranzzeit kaum umeinander, auch wenn sie im Kessel nahe beieinanderlagen. Während der Ranzzeit hingegen zeigten sie im Kessel zeitweise andauerndes Spiel-, Kampf- und Sexualverhalten.

Diese besondere Aktivität spielte sich zum größeren Teil zu Beginn der nächtlichen Aktivitätsperiode ab, während die Füchse noch zögerten, sich ins Freie zu begeben.

Tabelle 7

Durchschnittliche Zeit in Minuten pro Stunde, während welcher $Fähe_1$ und $Fähe_2$ im Bau und im Freien aktiv waren, entsprechend Tabelle 6.

Zehnerperioden wie in Tabelle 6

	$Fähe_1$	$Fähe_1$	$Fähe_2$	$Fähe_2$
Zehnerperiode	1	2	4	5
n	9	10	6	10
Aktivität im Bau	1,04 ± 0,42	3,06 ± 0,97	0,51 ± 0,33	0,20 ± 0,27
Aktivität im Freien	9,19 ± 2,85	6,79 ± 2,45	6,07 ± 2,93	6,48 ± 2,03
Aktivität im Bau in % der Aktivität im Freien	11,3 %	45,0 %	8,4 %	3,1 %

In Gloucestershire/England suchen die Rüden — im Gegensatz allerdings zu den Fähen — in den Wintermonaten nur ganz selten einen Bau auf (BURROWS 1968). Die Januarisotherme von Gloucester beträgt + 4° C, die durchschnittlichen Januartemperaturen im Reppischtal — 1° C. Ich vermute daher, daß sich der Rotfuchs in Regionen mit mildem Winterklima im Dezember und Januar länger im Freien aufhält als in Regionen mit sehr kaltem Winterklima und daß daher die Aktivität im Bau in Regionen mit mildem Winterklima im Dezember und Januar weniger zunimmt.

Während der Ranzzeit lebte der Rüde allein mit seiner Fähe im Gehege. Er mußte sie sich also weder erkämpfen, noch — dank dem Gitter — wirklich gegenüber Rivalen verteidigen. Am 29. November beobachtete ich eine mehr als halbstündige Auseinandersetzung des Rüden mit einem fremden Fuchs, der sich von außen dem Gehege genähert hatte. Durch das Gitter hindurch versuchten sich die beiden Füchse mehrmals zu beißen. Die Fähe hielt sich abseits und verschwand bald im Bau. Am folgenden Tag beobachtete ich eine zweite, kürzere Auseinandersetzung. Beide fanden kurz vor Morgengrauen statt. Während dieser Dauerbeobachtung war der Rüde fast doppelt so lange aktiv als gewöhnlich. Ich vermute daher, daß der Rüde während der Ranzzeit eher weniger aktiv war als freilebende männliche Füchse.

Das jahreszeitliche Muster der Aktivität im Freien könnte eine Anpassung an den Futterbedarf und an das Futterangebot sein: Das Aktivitätsmaximum fällt in die Zeit, während welcher von den Adultfüchsen Nahrung für die Welpen herbeigeschafft werden muß. Der Rüde hat den Welpen intensiv und andauernd Fleisch zugetragen. Das Aktivitätsminimum liegt in der kalten Jahreszeit, in welcher vermutlich das Angebot an Fallwild besonders groß ist.

Im Laufe des Beobachtungsjahres entwickelte sich der Rüde vom sechs Monate alten Jungfuchs zum anderthalb Jahre alten Adultfuchs. Eine denkbare ontogenetische Veränderung könnte sich in unseren Resultaten auswirken. Sie ist aus folgenden Gründen aber unwahrscheinlich: Im Sommer — vor allem im August — nimmt die Aktivität des Rüden wieder ab und nähert sich dem Ausgangswert. Die Welpen waren während der letzten vier Beobachtungstage gleichfalls weniger lange aktiv als vorher. Die einfache lineare Regression der Aktivität des Rüden im Freien auf die Tageslänge schließlich „erklärt" rund 30 % der Gesamtvarianz der Daten (Tabelle 8). Auch für die Aktivität

Tabelle 8

Einfache lineare Regressionen von vier Aktivitätskomponenten des Rüden, je bezogen auf die Tageslänge

Jede Regression wurde aus 50 Wertepaaren berechnet, welche den 50 Beobachtungstagen entsprechen.

abhängige Variable	Steigung	obere Vertrauensgrenze	untere Vertrauensgrenze	Bestimmtheitsmaß
Aktivität im Bau	—1,15	—0,63	—1,67	0,29
Aktivität im Freien	+0,55	0,80	0,30	0,29
Gesamtaktivität	+0,44	0,66	0,21	0,23
Aufenthaltsdauer im Freien	+0,59	0,89	0,29	0,24

des Rüden im Bau, für seine Gesamtaktivität und für seine Aufenthaltsdauer im Freien erhielt ich in Abhängigkeit von der Tageslänge Regressionsgeraden mit signifikant von Null verschiedener Steigung. Sie ist negativ für die Aktivität im Bau und positiv für die drei übrigen Tätigkeiten.

Interaktionen zwischen dem tageszeitlichen und dem jahreszeitlichen Aktivitätsmuster

In Tabelle 9 ist die Aktivität des Rüden im Bau zusammengestellt, gesondert nach den vier Tagesquartalen und den fünf Zehnerperioden oder Jahreszeiten. Im vierten Tagesquartal kommen jahreszeitliche Unterschiede am stärksten zum Ausdruck. Weniger als halb so groß sind sie im ersten Quartal. Diese beiden nächtlichen Quartale bestimmen das jahreszeitliche Muster der täglichen Aktivität im Bau weitgehend und zwar qualitativ und quantitativ. Im zweiten und dritten Tagesquartal hingegen nimmt die Aktivität im Bau im Laufe des Beobachtungsjahres kontinuierlich ab. Diese Abnahme beruht wohl auf ontogenetischen Einflüssen: adulte Füchse unterbrechen tagsüber die Ruhelage viel seltener als Jungfüchse.

Tabelle 9

Aktivität des Rüden im Bau in Minuten pro Beobachtungsstunde

Jeder Durchschnitt steht für zehn Beobachtungsperioden

Tagesquartal	Zehnerperiode 1	2	3	4	5
1	1,62 ± 1,89	2,30 ± 2,09	1,15 ± 1,11	0,10 ± 0,14	0,25 ± 0,39
2	1,20 ± 0,58	1,03 ± 0,57	0,80 ± 0,42	0,33 ± 0,24	0,22 ± 0,17
3	1,02 ± 0,35	0,85 ± 0,51	0,68 ± 0,33	0,33 ± 0,23	0,38 ± 0,25
4	2,05 ± 1,29	6,05 ± 2,58	2,13 ± 1,05	0,50 ± 0,29	0,28 ± 0,22

Tabelle 10

Aktivität des Rüden im Freien in Minuten pro Beobachtungsstunde

Jeder Durchschnitt steht für zehn Beobachtungsperioden

Tagesquartal	Zehnerperiode 1	2	3	4	5
1	40,63 ± 5,36	27,12 ± 7,21	33,73 ± 7,35	46,83 ± 5,40	38,17 ± 6,56
2	5,00 ± 3,85	5,58 ± 4,04	4,73 ± 4,04	16,73 ± 7,37	9,78 ± 6,08
3	0,02 ± 0,03	0,00 ± 0,00	2,42 ± 3,21	0,08 ± 0,14	1,42 ± 1,93
4	23,62 ± 7,01	9,87 ± 5,37	17,15 ± 7,38	25,02 ± 7,46	30,78 ± 7,25

Im Bau war der Rüde nur im Winter, zur Ranzzeit, verschieden lang aktiv in den vier Tagesquartalen, im Freien jedoch während des ganzen Jahres (Tabelle 10). Jahreszeitliche Unterschiede bestehen hier im ersten, zweiten und vierten Tagesquartal. Im vierten Quartal nahm die Aktivität im Sommer weiter zu, während sie im ersten und zweiten bereits wieder abnahm.

Bei Fähe$_1$ und Fähe$_2$ änderte sich das tageszeitliche Aktivitätsmuster im Laufe des Jahres in gleicher Weise wie beim Rüden (Tabellen 11 und 12). Einzig im Winter war Fähe$_1$ – im Gegensatz zum Rüden – im Bau in allen vier Tagesquartalen aktiver als im Herbst.

Stündliche Durchschnitte zeigen die Abbildungen 13 und 14. Sie veranschaulichen das tägliche Aktivitätsmuster des Rüden im Freien während des Aktivitätsminimums in den langen Winternächten und während des Maximums im Mai und Juni. Die Durchschnitte aller Tagesstunden sind im Dezember und Januar kleiner als im Mai und

Tabelle 11

Aktivität von $Fähe_1$ und $Fähe_2$ im Bau in Minuten pro Beobachtungsstunde

Die Durchschnitte stehen für n Beobachtungsperioden

Tagesquartal	Zehnerperiode 1 $Fähe_1$	2 $Fähe_1$	4 $Fähe_2$	5 $Fähe_2$
n	9	10	6	10
1	1,19 ± 1,04	2,58 ± 1,79	0,56 ± 0,76	0,60 ± 1,07
2	0,63 ± 0,48	1,12 ± 0,71	0,08 ± 0,16	0,03 ± 0,06
3	0,39 ± 0,23	1,53 ± 0,88	0,19 ± 0,31	0,08 ± 0,08
4	1,94 ± 1,20	7,00 ± 2,98	1,19 ± 0,99	0,08 ± 0,08

Tabelle 12

Aktivität von $Fähe_1$ und $Fähe_2$ im Freien in Minuten pro Beobachtungsstunde

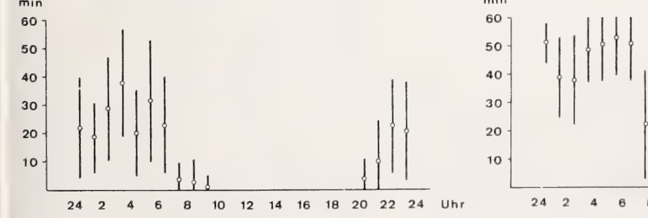
Die Durchschnitte stehen für n Beobachtungsperioden

Tagesquartal	Zehnerperiode 1 $Fähe_1$	2 $Fähe_1$	4 $Fähe_2$	5 $Fähe_2$
n	9	10	6	10
1	26,70 ± 7,27	20,77 ± 7,05	13,19 ± 7,94	12,93 ± 5,18
2	0,81 ± 1,68	0,00 ± 0,00	1,72 ± 2,27	0,50 ± 0,77
3	0,07 ± 0,18	0,23 ± 0,53	0,47 ± 1,14	0,15 ± 0,24
4	9,17 ± 5,43	6,17 ± 4,74	8,89 ± 7,09	12,33 ± 5,10

Juni. Im Dezember und Januar beginnt die Aktivität im Freien abends später und hört morgens früher auf; zudem liegt das Aktivitätsmaximum zwei Stunden früher als im Mai und Juni.

Die Dauer der täglichen Aktivitätsperiode nimmt zu mit der Tageslänge: aus den fünf Wertepaaren der Tabelle 13 berechnete ich die lineare Regression der Dauer der Aktivitätsperiode bezogen auf die Tageslänge. Die Steigung $b = 0{,}47$ ist signifikant von Null verschieden, das Bestimmtheitsmaß beträgt 0,99.

Je länger die bürgerliche Dämmerung dauert, desto mehr verschiebt sich die Mitte der Aktivitätsperiode über Mitternacht hinaus (Tabelle 14). Aus diesen fünf Werte-



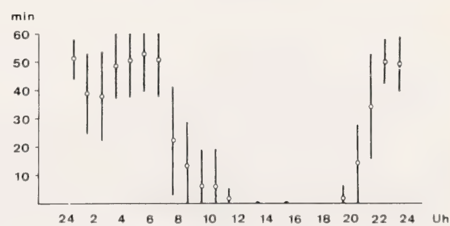


Abb. 13 (links). Aktivität des Rüden im Freien, gesondert nach den 24 Tagesstunden, während der Beobachtungsperiode vom 10. Dezember bis zum 22. Januar (zweite Zehnerperiode). Die Daten beruhen auf zehn Beobachtungstagen zu 24 Stunden, daher n = 240. Aufbau wie in Abb. 3 — *Abb. 14 (rechts).* Aktivität des Rüden im Freien, gesondert nach den 24 Tagesstunden, während der Beobachtungsperiode vom 30. April bis zum 17. Juni (vierte Zehnerperiode). n = 240. Aufbau wie in Abb. 3

Tabelle 13

Dauer der täglichen Aktivitätsperiode des Rüden im Freien in Abhängigkeit von der Tageslänge

Als Maß für die Dauer der Aktivitätsperiode bildete ich in jeder Zehnerperiode die Summe aller Tagesstunden, in welchen der Rüde durchschnittlich mindestens zehn Minuten lang aktiv war. Jeder Durchschnitt steht für zehn Beobachtungen

Zehnerperiode	durchschnittliche Tageslänge in Stunden	Dauer der Aktivitätsperiode in Stunden
2	8,61	10
1	10,84	11
3	11,46	11
5	15,00	13
4	15,22	13

Tabelle 14

Negative Phasenverschiebung der Mitte der täglichen Aktivitätsperiode des Rüden im Freien zur Mitte der Nacht in Abhängigkeit von der Dauer der bürgerlichen Dämmerung

Als Maß für die Dauer der Aktivitätsperiode bildete ich in jeder Zehnerperiode die Summe aller Tagesstunden, in welchen der Rüde durchschnittlich mindestens acht Minuten lang aktiv war. Jeder Durchschnitt steht für zehn Beobachtungen

Zehnerperiode	durchschnittliche Dauer der bürgerlichen Dämmerung in Minuten	Lage der Mitte der Aktivitätsperiode nach Mitternacht in Stunden
1	34,6	1,5
3	35,0	1,5
2	38,4	2,0
5	40,0	2,0
4	40,0	2,5

paaren berechnete ich die lineare Regression der Phasenverschiebung bezogen auf die Dauer der bürgerlichen Dämmerung. Auch hier ist die Steigung b = 0,14 signifikant von Null verschieden, das Bestimmtheitsmaß beträgt 0,82. Die Phasenlage der Aktivität verschiedener Vogelarten rückt um so weiter nach vorne, je länger die Dämmerung dauert (Aschoff 1969). Beim Rüden war es gerade umgekehrt. Neben der Dauer der Dämmerung ist aber auch die Dauer des Tageslichtes maßgeblich für die Phasenlage der Aktivität (Aschoff 1964 und 1969): bei dunkelaktiven Arten wird die Aktivitätsphase mit zunehmender Dauer des Tageslichtes nach hinten geschoben. Das Verhalten des Rüden widerspricht dieser Regel nicht, einzig im Dezember und Januar liegt die Mitte der Aktivitätsperiode später als erwartet (Tab. 13 und 14), bedingt vielleicht durch die tiefen Außentemperaturen. Legen wir dem Verhalten des Rüden das von Aschoff (1969) beschriebene Modell zugrunde, können wir annehmen, daß die Phasenlage der Aktivität des Rüden von der Dauer des Tageslichtes stärker beeinflußt wird als von der Dauer der Dämmerung.

Von Dezember bis April bilden die stündlichen Durchschnitte der Aktivität des Rüden im Freien eine eingipflige, von Mai bis November hingegen eine zweigipflige Kurve. Am ausgeprägtesten ist diese Zweigipfligkeit im Juli und August. Tabelle 15 gibt für die fünf Zehnerperioden die Lage des Haupt- und Nebengipfels an, sowie die Lage und die relative Größe des lokalen Minimums zwischen Haupt- und Nebengipfel. Während der nächtlichen Aktivitätsperiode tritt der Nebengipfel zeitlich stets vor dem Hauptgipfel auf („alternans"-Rhythmus), und das lokale Minimum liegt näher beim Nebengipfel. Die Aktivitätskurve ist eingipflig, wo die Aktivitätsperiode kurz ist. Ihr Verlauf in der ersten Hälfte der Aktivitätsperiode deutet jedoch darauf hin, daß hier wohl das lokale Minimum zwischen dem zusammengeschobenen Haupt- und Neben-

Tabelle 15

Lage von Haupt- und Nebengipfel der durchschnittlichen stündlichen Aktivität des Rüden im Freien

Zusätzlich Lage und relative Größe des lokalen Minimums zwischen Haupt- und Nebengipfel. Jedes der fünf zugrunde liegenden Histogramme setzt sich zusammen wie Abb. 13. n = 1200, nämlich fünf Zehnerperioden zu zehn Beobachtungstagen zu 24 Tagesstunden.

Zehnerperiode	Hauptgipfel bei Tagesstunde	Nebengipfel bei Tagesstunde	Minimum bei Tagesstunde	seine relative Größe in % des Haupt- und Nebengipfels	
1	5	21	23	60 %	70 %
2	4	—	—	—	—
3	5	—	—	—	—
4	6	1	3	72 %	73 %
5	5	22	1	58 %	65 %

gipfel unterdrückt worden ist, und nicht der Nebengipfel.

Wie Tabelle 16 zeigt, liegt der Hauptgipfel um so früher, je kürzer die nächtliche Aktivitätsperiode ist.

Tabelle 16

Lage des Hauptgipfels der durchschnittlichen stündlichen Aktivität des Rüden im Freien (Tab. 15) in Abhängigkeit von der Dauer der täglichen Aktivitätsperiode (s. Tab. 13)

Zehnerperiode	Dauer der Aktivitätsperiode in Stunden	Hauptgipfel bei Tagesstunde
2	10	4
1	11	5
3	11	5
5	13	5
4	13	6

Die Streuung der Gesamtaktivität

Von den Beobachtungen aus der Zeit vom 14. Juli bis 26. August liegen die Protokolle über den Rüden, über Fähe$_2$ und über alle vier Welpen vor. Sowohl zwischen den sechs Füchsen als auch zwischen den acht Beobachtungstagen bestehen Unterschiede (Tabelle 17). Zwischen den Füchsen sind sie größer als zwischen den Beobachtungstagen. Klein sind die Wechselwirkungen. Dies bedeutet, daß die sechs Füchse gleich oder ähnlich auf äußere Einflüsse reagieren, oder daß sie sich gegenseitig in ihrer Aktivität beeinflussen. Die Welpen unterscheiden sich in ihrer Aktivität als einheitliche Gruppe von den Adultfüchsen (Tabelle 18).

Tabelle 17

Streuungszerlegung der täglichen Gesamtaktivität von sechs Füchsen an acht Beobachtungstagen

Bei den Füchsen handelt es sich um den Rüden, um Fähe$_2$ und um die vier Welpen. Die Beobachtungen stammen aus der Zeit vom 14. Juli bis zum 26. August. $n = 6 \times 8 = 48$

Streuung	FG	DQ	F	p
zwischen den Füchsen	5	100 853	20	$<<<$ 0,01
zwischen den Beobachtungstagen	7	20 796	4	$<$ 0,01
Rest = Wechselwirkungen	35	5 560		

Tabelle 18

Streuungszerlegung der täglichen Gesamtaktivität von vier Welpen an acht Beobachtungstagen

Es handelt sich um die gleichen Beobachtungen wie in Tab. 17, nur sind hier die Werte der Adultfüchse weggelassen. $n = 4 \times 8 = 32$

Streuung	FG	DQ	F	p
zwischen den Welpen	3	6 431	1,8	> 0,05
zwischen den Beobachtungstagen	7	18 308	5,2	< 0,01
Rest = Wechselwirkungen	21	3 502		

Die Beziehung zwischen dem Wetter und der Aktivität des Rüden

Ohne die vier zuerst berechneten Regressionsreihen bleiben 194 multiple lineare Regressionen übrig, die den ausgewählten Datensatz über das ganze Beobachtungsjahr mit gleichem Gewicht berücksichtigen. Von diesen Regressionen ergaben 24 signifikante F-Werte bei 5 % Irrtumswahrscheinlichkeit, zwei davon auch bei 1 %. Alle signifikanten F-Werte stammen von Regressionen aus stündlichen Daten.

Bei der Beurteilung der Resultate ist folgendes zu bedenken: 1. Auch wenn kein Effekt der unabhängigen Variablen vorliegt, ist unter 100 Regressionen eine bei 1 % Irrtumswahrscheinlichkeit signifikante zu erwarten. 2. Alle signifikanten Regressionen stammen aus nur zwei Regressionsreihen, nämlich von der 14. und 21. Stunde des dritten Viermonatsintervalls. 3. Nur zwei der 16 Werte der abhängigen Variablen aus der 14. Stunde sind wesentlich von Null verschieden. Wenn wir also genügend unabhängige Variablen einbeziehen, wird schon rein zufällig eine ihr Maximum oder Minimum an der gleichen Stelle haben wie die abhängige Variable. 4. Den größten Einfluß übt in den meisten Fällen die Jahreszeit aus: nur eine einzige Regression ist signifikant, bei der das Zweimonatsintervall unberücksichtigt blieb.

Der Computer liefert für jede multiple lineare Regression eine Tabelle, aus der hervorgeht, ob der einzelne Wetterfaktor in der Regression fördernd oder hemmend auf die Aktivität einwirkt. Die vereinzelten gesicherten Effekte eines bestimmten Wetterfaktors verteilen sich ohne Regel und zum Teil widersprüchlich auf die einzelnen Regressionsreihen. Nach übereinstimmenden Tendenzen in der Wirkung einzelner Wetterfaktoren im Tages- oder Jahresablauf suchte ich vergebens.

Alle diese Befunde zeigen, daß sich kein genereller Einfluß der berücksichtigten Wetterfaktoren auf die Aktivität des Rüden nachweisen läßt. Mit Vorsicht können wir immerhin zur Kenntnis nehmen, daß sich in den beiden bei 1 % Irrtumswahrscheinlichkeit signifikanten Regressionen (14. und 21. Stunde im Beobachtungsintervall vom 30. April bis zum 26. August folgende Zusammenhänge ergaben: die Gesamtaktivität des Rüden ist signifikant höher bei hohem Niederschlag, hohem Luftdruck und bei Neumond. In weiteren Regressionen zeigen sich zum Teil ähnliche Tendenzen: große Regenintensität oder lange Niederschlagsdauer, eher aber noch hohe Temperatur im Freien wirken auf die Aktivität fördernd.

Die Korrelation der Gesamtaktivität des Rüden mit den spherics-Werten aus Payerne

Die Korrelation zwischen der Gesamtaktivität des Rüden zu einer bestimmten Stunde und den spherics-Werten zur selben Stunde oder zu einer der sechs vorangehenden

Tabelle 19

Korrelation der stündlichen Gesamtaktivität des Rüden mit den stündlichen Summen der spherics aus Payerne

Es wurden die spherics-Werte t Stunden vor den Aktivitätswerten verwendet. Die Daten stammen von 30 Beobachtungstagen aus der Zeit vom 4. Dezember bis zum 3. Mai und vom 23. Juli bis zum 26. August. Für jeden Korrelationskoeffizienten ist n = 720

t	Korrelationskoeffizient
0	— 0,005
1	— 0,001
2	0,015
3	0,022
4	0,014
5	— 0,004
6	0,001

Tabelle 20

Korrelation der täglichen Gesamtaktivität des Rüden mit den täglichen Summen der spherics aus Payerne

Es wurden die spherics-Werte t Tage vor den Aktivitätswerten verwendet. Die Daten stammen von den gleichen 30 Beobachtungstagen wie in Tab. 19. Für jeden Korrelationskoeffizienten ist n = 30

t	Korrelationskoeffizient
0	0,437
1	0,231
2	0,019
3	0,028
4	— 0,013
5	0,070
6	— 0,081

Stunden ist sehr klein (Tabelle 19). Viel größer ist der Korrelationskoeffizient zwischen der täglichen Gesamtaktivität und der Summe der spherics während des gleichen Tages (Tabelle 20). Mit zunehmender Vorverschiebung der spherics-Tagessummen nimmt er rasch ab. Eine allfällige Wirkung der spherics auf die Aktivität der Füchse ist daher erst nach einer zeitlichen Verzögerung von einigen Stunden zu erwarten.

Die Verteilung der Aktivität auf Tag- und Nachtzeit

Der Rüde war unabhängig von der Länge der Nacht bei Dunkelheit eine mehr oder weniger konstante Zeitdauer aktiv. Die hohen Werte der täglichen Gesamtaktivität im Sommer beruhen auf der zusätzlichen Aktivität im Freien bei Helligkeit, vor allem in den Stunden nach der Morgendämmerung. Aber auch im Sommer ruhte der Rüde während mindestens 30 % der Dunkelzeit. Bei der Aktivität im Bau traten nur während der Dunkelzeit jahreszeitliche Unterschiede auf. Im Jahresmittel spielte sich 27 % der Gesamtaktivität bei Helligkeit ab; Tembrock (1958) gibt für seine Füchse einen entsprechenden Wert von 38 % an.

Fähe_1 war im Gegensatz zum Rüden bei Helligkeit überhaupt nicht aktiv im Freien, Fähe_2 nur ein Zehntel so lange wie der Rüde.

Das Liegen im Freien

Der Rüde, Fähe_1 und Welpe_3 suchten tagsüber regelmäßig den Bau auf. Fähe_2 und ein Teil der Welpen jedoch blieben im Sommer bei warmem, sonnigem Wetter auch tagsüber im Freien. Sie verbrachten den Tag an der Sonne oder in einem Versteck liegend ohne nennenswerte Aktivität. Einzig die Welpen unterbrachen die Ruhe hie und da für zwei bis fünf Minuten. In den frühen Vormittagsstunden bevorzugten sie sonnige Liegeplätze, später zogen sie den Schatten vor.

Der Rüde lag in den ersten drei Stunden nach Mitternacht am längsten im Freien; durchschnittlich 20 Minuten in der Stunde.

Tabelle 21

Aufenthaltsdauer des Rüden im Bau und im Freien in Minuten pro Beobachtungstag

Jeder Durchschnitt steht für fünf Beobachtungstage

	Fünferperiode	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
bei Helligkeit	im Bau	744	616	568	567	662	735	718	810	804	735
	im Freien	2	48	0	20	0	91	217	208	210	173
bei Dunkelheit	im Bau	234	216	520	476	479	234	104	8	0	4
	im Freien	460	560	352	377	399	380	401	414	426	528

Tabelle 22

Aufenthaltsdauer der Fähe$_1$ (links) und der Fähe$_2$ (rechts) im Bau und im Freien in Minuten pro Beobachtungstag

Die Durchschnitte der ersten Fünferperiode stehen für je vier, diejenige der achten für je sechs, alle übrigen für je fünf Beobachtungstage

	Fünferperiode	1	2	3	4	5	8	9	10
bei Helligkeit	im Bau	742	662	565	587	646	949	236	710
	im Freien	0	2	3	0	0	61	778	197
bei Dunkelheit	im Bau	485	429	550	746	596	239	1	94
	im Freien	213	347	322	107	198	191	425	439

Der Aufenthalt der Füchse im Bau und im Freien bei Tag und bei Nacht

Tabelle 21 enthält die durchschnittliche Aufenthaltsdauer des Rüden im Bau und im Freien, bei Helligkeit und bei Dunkelheit in den zehn Fünferperioden; Tabelle 22 die entsprechenden Werte für Fähe$_1$ und Fähe$_2$.

Solange die Nacht länger war als der Tag (Fünferperiode 1 bis 5), hielt sich der Rüde bei Helligkeit größtenteils im Bau auf, Fähe$_1$ fast ausschließlich. Aber auch bei Dunkelheit blieb der Rüde in dieser Periode mehrere Stunden täglich im Bau. Fähe$_1$ hielt sich, von wenigen Ausnahmen abgesehen, stets länger im Bau auf als der Rüde, und zwar ganz besonders in den langen Winternächten.

Sobald der Tag länger war als die Nacht (Fünferperiode 6 bis 10), hielt sich der Rüde auch bei Helligkeit längere Zeit im Freien auf. Die kurzen Sommernächte verbrachte er fast ganz im Freien. Fähe$_2$ hielt sich wie Fähe$_1$ bei Dunkelheit länger im Bau auf als der Rüde. Bei Helligkeit war ihr Aufenthaltsort stark vom Wetter abhängig. Die Welpen verhielten sich zum Teil wie Fähe$_2$, zum Teil wie der Rüde.

Das tageszeitliche Muster einiger weiterer Tätigkeiten des Rüden

Die Wahrscheinlichkeit, daß eine nur wenige Augenblicke dauernde Tätigkeit bemerkt wird, ist bei Tag und im Bau größer als bei Nacht und im Freien. Sie nimmt ab mit der Anzahl der Füchse, welche gleichzeitig beobachtet werden.

Tabelle 23

Dauer in Minuten pro Beobachtungsstunde, beziehungsweise Frequenz (*) weiterer Tätigkeiten des Rüden. n pro Durchschnitt = 50

Tagesquartal	1	2	3	4
Fressen	1,12 ± 0,31	0,07 ± 0,06	0,05 ± 0,06	1,79 ± 0,49
Trinken *	0,03 ± 0,02	0,03 ± 0,03	0,02 ± 0,02	0,06 ± 0,03
Koten *	0,07 ± 0,03	0,08 ± 0,04	0,01 ± 0,01	0,03 ± 0,02
Harnen *	0,08 ± 0,06	0,01 ± 0,02	0,00 ± 0,00	0,10 ± 0,06
Komfortverhalten	1,24 ± 0,33	2,01 ± 0,43	1,28 ± 0,27	1,46 ± 0,32
Sich-Lecken	0,92 ± 0,31	1,62 ± 0,39	0,95 ± 0,24	1,13 ± 0,30
Sich-Kratzen	0,19 ± 0,06	0,47 ± 0,11	0,37 ± 0,12	0,33 ± 0,09
Sich-Wälzen *	0,16 ± 0,08	0,08 ± 0,04	0,05 ± 0,02	0,08 ± 0,04
Sich-Schütteln *	0,08 ± 0,06	0,12 ± 0,04	0,08 ± 0,03	0,10 ± 0,06
Gähnen *	0,05 ± 0,04	0,19 ± 0,06	0,29 ± 0,08	0,27 ± 0,09
Sich-Strecken *	0,04 ± 0,02	0,08 ± 0,04	0,21 ± 0,06	0,29 ± 0,08
Unterbrechen der Ruhelage *	0,23 ± 0,08	0,71 ± 0,10	0,92 ± 0,12	0,97 ± 0,18
Graben	0,53 ± 0,34	0,24 ± 0,19	0,00 ± 0,01	0,20 ± 0,10

Die Dauer oder Frequenz in den vier Tagesquartalen der im folgenden beschriebenen Tätigkeiten ist in Tabelle 23 zusammengestellt.

Der Rüde fraß stets im Freien und nur ausnahmsweise bei Helligkeit. Am häufigsten fraß er in den Stunden vor Mitternacht. Das Trinken konnte nur selten beobachtet werden, vor allem jedoch um die sechste Tagesstunde, um Mittag und kurz vor Mitternacht.

Der Rüde kotete vorwiegend gegen Ende der nächtlichen Aktivitätsperiode. Zur gleichen Zeit, aber auch zu Beginn der Aktivitätsperiode harnte er besonders häufig.

Komfortverhalten, nämlich Sich-Lecken oder Sich-Kämmen, Sich-Kratzen und Sich-Wälzen, zeigte der Rüde über den ganzen Tag hinweg. Es wurden hier auch jene Minuten gezählt, während denen nur zum Teil Komfortverhalten vorlag. Ein Maximum deutet sich in der siebten bis neunten Tagesstunde an, ein Minimum in der siebzehnten. Am Vormittag verbrachte der Rüde mehr Zeit mit Komfortverhalten als am Nachmittag. Im Laufe der täglichen Ruheperiode nimmt das Komfortverhalten dauernd ab. Erst unmittelbar vor der neuen Aktivitätsperiode nimmt es wieder stark zu. Der Rüde leckte sich häufiger und länger als er sich kratzte. Er wälzte und schüttelte sich selten und unregelmäßig.

Der Rüde gähnte und streckte sich vom Morgen zum Abend immer häufiger. Von Zeit zu Zeit unterbrach er die Ruhelage, indem er kurz aufstand, sich in der Regel drehte und wieder hinlegte. Die Frequenz dieser Unterbrechungen nimmt von der ersten bis zur zwanzigsten Tagesstunde signifikant zu.

Die Füchse gruben regelmäßig, um Fleisch zu verstecken oder wieder hervorzuholen, vor allem vor Mitternacht. Einige wenige Male gruben sie längere Zeit, vor allem nach Mitternacht.

Die soziale Aktivität zwischen dem Rüden und der Fähe$_1$

In der Rubrik soziale Aktivität zählte ich alle jene Minuten zusammen, in denen sich der Rüde und Fähe$_1$ miteinander beschäftigten. Zu diesen sozialen Beschäftigungen gehören Nasen-Nasenkontakte, Pföteln, gegenseitiges Lecken, Wittern am Lippenwinkel, Drohen, Kämpfen, Verfolgungsjagen, Spiellauern und andere Spielaufforderungen.

Tabelle 24

Tägliche Dauer der sozialen Aktivität zwischen dem Rüden und der $Fähe_1$ in Minuten

Die Durchschnitte der fünften Fünferperiode stehen für je vier, alle übrigen für je fünf Beobachtungstage

Fünferperiode	1	2	3	4	5
	46 ± 20	48 ± 23	106 ± 42	77 ± 35	78 ± 51

Tabelle 24 gibt die Dauer der sozialen Aktivität der beiden Füchse in den fünf ersten Fünferperioden an.

Die Dauer des sozialen Verhaltens ist mit der Ranz korreliert. Sie nimmt zu bis Anfang Januar, dann nimmt sie wieder ab. Im Frühling und Anfang Sommer beschäftigte sich der Rüde häufig mit den Welpen, beachtete $Fähe_2$ jedoch kaum.

Diskussion

Tembrock (1958) hielt Rotfüchse in einem 4 × 2 m großen Zimmer, an welches sich ein Außengehege von etwa 150 m² Fläche anschloß, und registrierte ihre gesamthafte Aktivität mit einem Kontaktbrett im Durchlaß zwischen Innenraum und Außengehege. Die größte Aktivität stellte er im Januar, kurz vor der Ranzzeit fest. In beiden Beobachtungsjahren folgte eine starke Aktivitätsabnahme bis zur Geburt der Welpen und darauf eine leichte Aktivitätszunahme im Zusammenhang mit der Welpenaufzucht. Meine Füchse hingegen waren im Dezember und Januar am wenigsten lang, im Mai und in den Sommermonaten aber am längsten aktiv. Tembrock registrierte hohe Aktivitäten in Zeiten hoher sozialer Aktivität. Die soziale Aktivität zwischen meinem Rüden und der $Fähe_1$ entspricht genau Tembrocks Aktivitätskurve. Fliehen und Verfolgen sind wichtige Komponenten der sozialen Aktivität, welche sehr häufig über das Kontaktbrett führen dürften.

Tembrock stellte ähnlich wie ich ein tageszeitliches Aktivitätsmuster fest. Der Anteil der Hellaktivität an der Gesamtaktivität ist aber bei seinen Füchsen das ganze Jahr größer. Im Gegensatz zu meinen Befunden sinkt die Aktivität in keiner Tagesstunde auf Null zurück, und nur im Januar und Februar unterscheiden sich die stündlichen Aktivitätswerte stark zwischen Tag und Nacht. Seine Füchse waren zur Fütterungszeit am Abend und zeitweise während der Abend- und Morgendämmerung besonders aktiv.

Auch Tembrock weist darauf hin, daß das Wetter keinen signifikanten Einfluß auf die Aktivität der Füchse ausübt.

Burrows (1968) beobachtete freilebende Füchse länger als drei Jahre in Gloucestershire/England. Diese waren fast ausschließlich während der Dämmerung und bei Dunkelheit aktiv, wie die Füchse im Diebisgehege. Im Sommer begann jedoch auch bei den Füchsen in England die Aktivität schon vor der Abenddämmerung und dauerte über das Morgengrauen hinaus. Weiter beobachtete Burrows im Januar aktive Fuchsrüden am hellen Tag. Als ich am 25. Januar 1969 um 11.30 Uhr mit Futter zum Diebisgehege hinaufstieg, wechselte ein wilder Fuchs, einer Fuchsspur folgend, 30 m vor mir vorbei, ohne mich zu bemerken. Im Mai sucht die Fähe auch am Tag Futter für die Welpen (Burrows 1968). Als ich vor einem Wurfbau am Üetliberg dem Spiel der Welpen zusah, kam mitten am Tag die Fähe herbei mit einem halben Laib Brot im Fang.

Aus all diesen Befunden schließe ich, daß die adulten Füchse nur ausnahmsweise bei Tageshelligkeit aktiv sind, nämlich bei Futtermangel, in der Ranzzeit oder wenn die Nächte sehr kurz sind.

Die adulten Füchse führen besonders im Sommer ein weitgehend oberirdisches Leben (BURROWS 1968). Die Baue spielen vor allem im Zusammenhang mit der Fortpflanzung eine Rolle. KLENK (1969) untersuchte das Befahrungsmuster von 15 Fuchsbauen im Reppischtal. Im Sommer waren zwölf der Baue befahren, aber nur hie und da; im Winter nur drei, einer davon aber jeden Tag. Es ist daher denkbar, daß sich die Füchse im Diebisgehege noch vermehrt auch tagsüber im Freien aufgehalten hätten, wenn ein dichtes Versteck und ein vielfach weiterer Auslauf vorhanden gewesen wäre.

Zusammenfassung

In einer abgelegenen Waldlichtung wurde ein großes Freilandgehege mit einem Kunstbau und einem Beobachtungshochsitz errichtet. In ein- und zweitägigen Dauerbeobachtungen wurde die Aktivität in- und außerhalb des Baues von ein bis sechs Rotfüchsen, *Vulpus vulpus* (L.), protokolliert.

Die Füchse waren vorwiegend nachts aktiv, am längsten im ersten Tagesquartal, am wenigsten im dritten.

Der Rüde war im Sommer länger aktiv als im Winter. Er war aktiver als die Fähen.

Der Rüde hat fremde Welpen sogleich adoptiert.

Die 26 berücksichtigten Wetterfaktoren übten keinen eindeutigen Einfluß aus auf die Aktivität des Rüden.

Summary

The activity of the red fox (Vulpes vulpes L.) in an enclosure with an artificial den

The activity of 1 to 6 red foxes in and out of an artificial den was examined by means of two-day-observations in an enclosure. The foxes moved mostly at night, especially from midnight to sunrise. The dog fox was more active during the summer than during the winter, and was consistently more active than the vixen. A definite influence of the climate (26 factors were taken into consideration) on the activity of the dog fox could not be demonstrated. Foreign cubs were spontaneously adopted by the dog fox.

Literatur

ASCHOFF, J. (1964): Die Tagesperiodik licht- und dunkelaktiver Tiere. Rev. Suisse de Zool. **71**, 528—558.

— (1969): Phasenlage der Tagesperiodik in Abhängigkeit von Jahreszeit und Breitengrad. Oecologia (Berl.) **3**, 125—165.

BEHRENDT, G. (1955): Beiträge zur Ökologie des Rotfuchses *(Vulpes vulpes* L.). Z. Jagdwiss. **1**, 113—145 und 161—183.

BUBENIK, A. (1960): Le rythme nycthéméral et le régime journalier des ongulés sauvages; problèmes théoriques. Rythme d'activité du chevreuil. Mammalia, Tome XXIV No. 1.

BURROWS, R. (1968): Wild Fox. Taplinger Publishing Company, New York.

HAAS, G. (1958): 24h-Periodik von Großkatzen im Zoologischen Garten. Säugetierkdl. Mitt. **6**, 113—117.

JENSEN, B. (1969): The Migration of Foxes and the Rabies Situation in South Jutland. Medlemsblad for den danske dyrlaegeforening **52**, 550—554.

KELSALL, J. P. (1957): Continued barren-ground caribou studies. Can. Wildl. Serv. Wildl. Mgmt. Bull. ser. **1**, no 12 148 pp.

KLENK, K. (1969): Ökologische Beobachtungen am Rotfuchs, *Vulpes vulpes* (L.). Rev. Suisse de Zool. **76** (25), 649—656.

SCHÜTTE, K. (1940): Wann geht die Sonne auf und unter? Zweite, verbesserte Auflage. Ferd. Dümmlers Verlag Bonn und Berlin.

TEMBROCK, G. (1958): Zur Aktivitätsperiodik bei Vulpes und Alopex. Zool. Jb. (Allg. Zool.) **68**, 297—324.

VAN HAAFTEN, J. L. (1969): Fox ecology studies in the Netherlands. Vortrag am internationalen Wildbiologenkongreß in Moskau.

Anschrift des Verfassers: Dr. KARL KLENK, Holzmatt 15, CH — 8953 Dietikon ZH, Schweiz

Untersuchungen zur Haarfärbung bei Vampirfledermäusen (*Desmodus rotundus murinus* Wagner)

Von Heidi Bieber und Uwe Schmidt[1]

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 12. 5. 1971

Die in Lateinamerika beheimateten gemeinen Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)* besitzen eine beträchtliche Variabilität der Fellfärbung. Während die Mehrzahl der Vampire auf dem Rücken bräunlich-grau und auf der Ventralseite heller grau erscheinen (Villa 1966), finden sich immer wieder Individuen, deren Färbung ins rötliche tendiert und in manchen Fällen sogar leuchtend gelb-braun ist. Letzteres fand der Co-Autor in einer Höhle bei San José Acateno im Staate Puebla (Mexiko). In der dort vorhandenen Vampirkolonie von ca. 100 Tieren besaß ein Teil der ♂♂ ein gelbbraunes Haarkleid, während bei den ♀♀ und einigen ♂♂ die normale graue Farbe auftrat.

Im Rahmen anderer Forschungsaufgaben werden Vampirfledermäuse aus Mexiko im Zoologischen Institut in Bonn gehalten. Unter diesen Tieren, die fast alle die normale graue Färbung besitzen, befindet sich auch ein ♂ aus San José Acateno mit bräunlichem Farbton. Da z. T. die Meinung vertreten wird, die rötlichen und bräunlichen Töne bei Vampiren würden durch eine hohe Ammoniakkonzentration in den Höhlen bzw. Bäumen hervorgerufen (Greenhall, mündl.), schien es interessant, die Haare von normal gefärbten Vampirfledermäusen und dem bräunlichen ♂ zu vergleichen.

Material und Methoden

Um die morphologischen Unterschiede und auch einen eventuellen Geschlechtsdimorphismus im Haaraufbau sowohl der grauen als auch der bräunlichen Farbvariante der Vampire zu erfassen, haben wir Haare eines braunen und eines grauen Männchens und die eines grauen Weibchens untersucht. Zunächst wurden in Analogie zur Untersuchung bei anderen Säugern, speziell Nagern (Cleffmann, 53; Grüneberg, 52) die Haartypen im Vampir-Fell ermittelt und anschließend jeweils 15 Exemplare des stärksten und längsten Haartyps genau ausgemessen. Die mikroskopischen Messungen der Haardicken und Haarstrukturen erfolgten bei 360facher Vergrößerung und mit einer Okularstrichplatte in Einheiten von 0,026 mm. Gemessen wurden die Haardicken in Abständen von 1 mm, jeweils mit der Spitze beginnend. Von jedem Haar haben wir die mittlere Dicke und die Gesamtlänge ermittelt, von jedem Tier wiederum einen Mittelwert für Haardicke bzw. Haarlänge. Die Unterschiede der Mittelwerte jeweils zweier Tiere konnten mit Hilfe des t-Testes auf ihre Signifikanz geprüft werden. Abschließend sind Aufnahmen jeweils eines charakteristischen Haares mit etwa dem Gesamtmittel entsprechender Haardicke gemacht worden.

Ergebnisse

Die Haare von *Desmodus rotundus* entsprechen in ihrem Aufbau und Pigmentierung durchaus den schon früher untersuchten Nagerhaaren. Es findet sich allerdings in jedem

[1] Dr. A. M. Greenhall, FAO/UN Project on Paralytic Rabies, Mexiko, danken wir für die Unterstützung bei der Beschaffung der Tiere. Die Durchführung dieser Arbeit wurde durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft ermöglicht.

Desmodus rotundus

	♂ braun		♂ grau		♀ grau	
	Dicke in E	Länge in mm	Dicke in E	Länge in mm	Dicke in E	Länge in mm
Haar Nr. 1	0,66	7	0,61	8	0,46	6
2	0,68	7	0,57	6	0,41	6
3	0,61	7	0,63	5	0,33	6
4	0,60	8	0,66	6	0,46	7
5	0,66	6	0,53	5	0,43	6
6	0,63	8	0,61	6	0,40	6
7	0,63	6	0,68	8	0,44	4
8	0,68	7	0,61	8	0,55	5
9	0,70	7	0,53	5	0,48	5
10	0,73	7	0,60	6	0,51	8
11	0,71	7	0,66	6	0,58	8
12	0,69	6	0,63	6	0,49	7
13	0,70	7	0,55	7	0,56	8
14	0,71	8	0,61	7	0,59	6
15	0,71	8	0,62	8	0,51	6
Mittelwerte	0,673 E	7,06	0,606 E	6,07	0,480 E	6,27
s	0,040		0,045		0,073	

E = Einheit

Haar eine Überlagerung von gelben und schwarzen Melaninkörnern, wie sie bei allen bisher untersuchten Haaren (Rodentia, Lagomorpha) nicht vorkommt (s. Abb. 1 bis 3). Die Pigmentierung setzt mit der Bildung von Markzellen ein, wobei gleichzeitig gelbes und schwarzes Melanin auf den Keratinbrücken abgelagert wird. Die Intensität der Pigmentierung verstärkt sich etwa auf dem Haarstück von 2. bis 4. mm, von der Spitze aus gemessen und nimmt, analog zum Agouti-Haar, weiter distal ab, um mindestens 1 mm, gelegentlich auch 2 mm vor der Basis ganz aufzuhören.

Die Haartypen entsprechen etwa den Haaren bei Hauskaninchen: Wir finden leicht gebogene, dickere Deckhaare und etwas dünnere, gewellte Wollhaare. Ganz schwarz pigmentierte Leithaare, wie sie etwa bei den Hauskaninchen vorkommen (Cleffmann 1953), konnten nicht beobachtet werden. Zu den vergleichenden Untersuchungen benutzten wir vornehmlich Haare vom Typ „Deckhaare" und einige wenige der längsten Wollhaare, um die Variationsbreite der Haardicken zu erfassen (vergl. Tab.).

Es wurde besonders auf anatomische Haarstrukturunterschiede der beiden Farbtypen geachtet, die den Farbtonunterschied zwischen grau und braun erklären könnten. Bau und Pigmentierung der Haare sind jedoch bei allen 3 Versuchstieren weitgehend identisch. Der einzige wesentliche Unterschied liegt in der Haardicke: Das grau gefärbte Weibchen von *Desm. rot.* hat bei weitem die dünnsten Haare. Bei ihm sind die gelben Melaninkörner, die das Haar unter dem Mikroskop doch vorherrschend gelbbraun erscheinen lassen, durch das schwarze Pigment weitgehend verdeckt. Die oberste Spitze bis zum Beginn der Markzellreihen erscheint durchsichtig. Die Rindenzellen liegen wie bei anderen Fledermäusen, bei denen diese Erscheinung noch weit stärker ausgeprägt ist, dachziegelartig übereinander (Eisentraut 1937) und sind praktisch unpigmentiert. Die Basis enthält wiederum kaum oder keine Pigmenteinlagerungen.

Im Gegensatz zu den Haaren des grauen Vampirweibchens besitzt das bräunlich gefärbte Männchen von *Desm. rot.* im Mittel sehr viel breitere Haare (vergl. Tabelle). Das führt beim einzelnen Haar dazu, daß die braun-gelbe Pigmentierung zwischen den schwarzen Pigmentflecken sehr viel stärker zum Vorschein kommen kann. Dadurch wirkt das gesamte Haar unter dem Mikroskop heller. Die gelb-bräunliche Pigmentie-

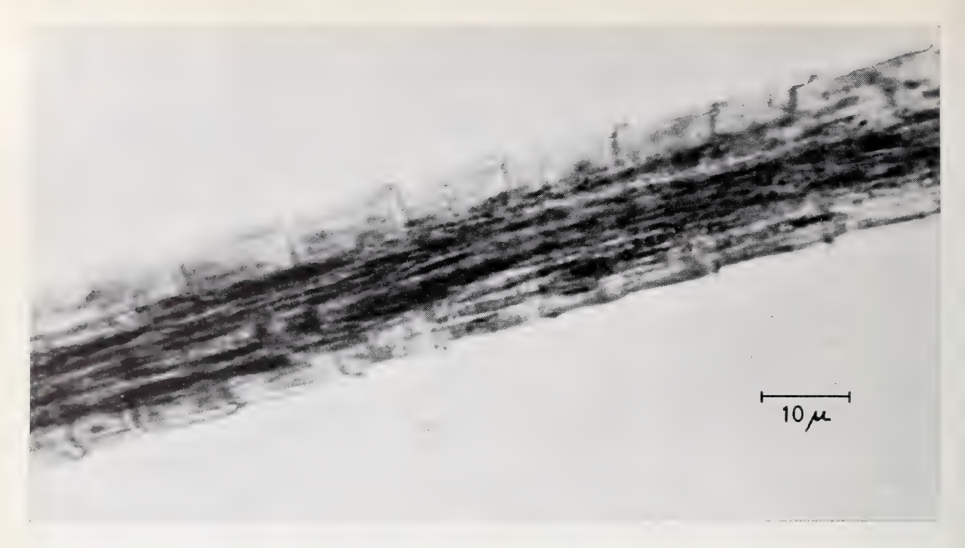


Abb. 1. Haarabschnitt des grau gefärbten ♀ von *Desmodus rotundus.* Haardicke entspricht dem Mittelwert

rung erscheint aber gegenüber dem Haar des Vampir-Weibchens nicht verstärkt. Rinde, Spitze und Basis zeigen die gleichen Merkmale wie beim Vampir-Weibchen.

Was die mittlere Haardicke betrifft, liegt das grau gefärbte ♂ von *Desm. rot.* zwischen dem ♀ und dem braunen ♂. Bei ihm ist die kleinkörnige, gelbe Pigmentierung durch die schwarzen Pigmentklumpen wieder weitgehend verdeckt. Allerdings kann hier nicht ausgeschlossen werden, daß die Menge des schwarzen Pigments auch etwas erhöht ist. Die reine mikroskopische Untersuchung konnte darüber keinen klaren Aufschluß geben, da eine photometrische Auswertung der Felle nicht möglich ist, weil die seltenen und schwer zu beschaffenden lebenden Tiere zu weiteren Untersuchungen benötigt werden. Besonders deutlich war beim grauen ♂ *Desm. rot.* die Verstärkung der schwarzen Pigmentanteile zwischen dem 2. und 4. mm (von der Spitze aus gemessen).

Die statistische Prüfung der mittleren Haardicken mit Hilfe des t-Testes ergab, daß sich die Haare aller drei Tiere signifikant ($p < 0{,}01$) voneinander unterscheiden.

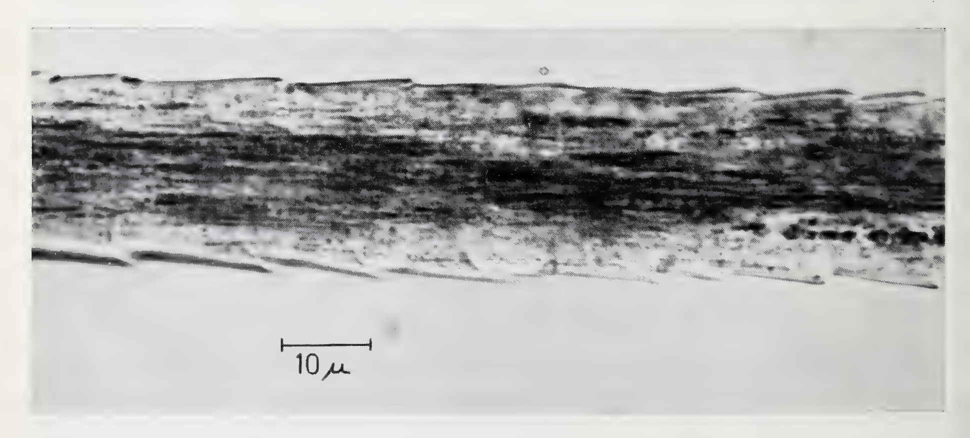


Abb. 2. Haarabschnitt des grau gefärbten ♂ von *Desmodus rotundus.* Haardicke entspricht dem Mittelwert

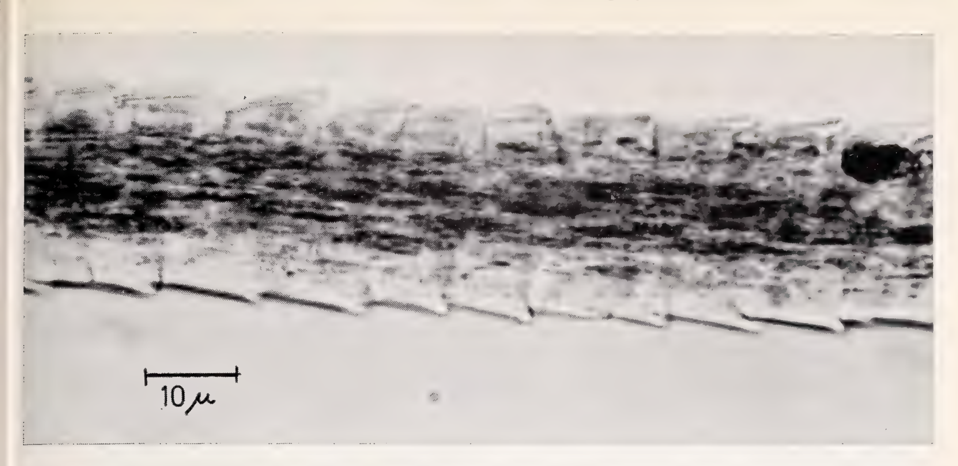


Abb. 3. Haarabschnitt des braun gefärbten ♂ von *Desmodus rotundus.* Haardicke entspricht dem Mittelwert

Zusammenfassung

Beim Vergleich der Haarstrukturen eines gelbbraun und zweier grau gefärbter Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)* ergaben sich signifikante Unterschiede in den mittleren Haardicken der drei Tiere. Es erscheint sicher, daß die unterschiedliche Färbung auf strukturellen Differenzen in den Haaren beruht und nicht auf eine Ausbleichung des Pigments durch Ammoniak zurückzuführen ist. Diese Annahme wird noch dadurch erhärtet, daß das gelbbraune ♂ nach eineinhalbjähriger Haltung im Labor seine ursprüngliche Färbung nicht geändert hat.

Summary

Studies in the coat-colour of vampire bats (Desmodus rotundus murinus Wagner)

In comparing the morphological hair-structure of a yellow brown- and two gray coloured vampire bats significant differences concerning the average thickness of hair of the three animals became evident.

There is little doubt that the different coat colours are not a result of the fading of the melanin by ammonia but due to morphological differences in hair-structure.

The above hypothesis is confirmed by the fact that the yellow brown coloured animal's coat did not show any signs of alteration in coulour after eighteen months' confinement in laboratory.

Literatur

Cleffmann, G. (1953): Untersuchungen über die Fellzeichnung des Wildkaninchens. Ein Beitrag zur Wirkungsweise des Agutifaktors. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererbungslehre **85**, 137—162.

Eisentraut, M. (1937): Die deutschen Fledermäuse, eine biologische Studie. Zentr.bl. f. Kleintier- u. Pelztierkunde **12**, H. 4.

Grüneberg, H. (1952): The Genetics of the Mouse. Bibliographia Genetica XV, Martinus Nijhoff, The Hague.

Villa-R., B. (1966): Los Murcielagos de Mexico, Mexico.

Anschrift der Verfasser: Dr. Heidi Bieber, 2 Hamburg 70, Kuehnstr. 149, und Dr. Uwe Schmidt, 53 Bonn, Zool. Institut, Poppelsdorfer Schloß

Soziale Hautpflege als Beschwichtigungsgebärde bei Säugetieren

Von Hanna-Maria Zippelius

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn
Direktor: Prof. Dr. H. Schneider

Eingang des Ms. 18. 4. 1971

Einleitung

Beschwichtigungsgebärden spielen im Sozialverhalten der Säugetiere eine entscheidende Rolle. Sie sind aus den verschiedenen Bereichen der sozialen Interaktion entstanden. Ihre Funktion besteht darin, einerseits durch Ausschalten der angriffsauslösenden Signale die Aggression des Artgenossen zu hemmen und andererseits durch Einschalten von ausgesprochen nichtaggressiven Signalen die distanzschaffenden Barrieren der Aggression wie die der Fluchtbereitschaft zwischen den Individuen in der Weise zu überwinden, daß der Artgenosse zu Kontaktbereitschaft umgestimmt wird. Diese Funktion ist selbst bei solitär lebenden Arten zumindest zeitweise z. B. bei der Paarung oder für die Zeit der Jungenaufzucht notwendig.

Beschwichtigungsgebärden sind in der Regel ritualisierte Bewegungsweisen. Der Vorgang der Ritualisierung impliziert jede Veränderung, die mit einer Verhaltensweise im Dienste ihrer Signalfunktion vor sich geht (Wickler 1967). Somit ist die Ausdrucksfunktion einer Verhaltensweise eine sekundäre Erscheinung.

van Hooff (1962) unterscheidet bei Beschwichtigungsgebärden zwei Kategorien: "appeasing gestures" und "reassuring gestures". Der ersten Kategorie entspricht die deutsche Definition als Befriedungs- oder Demutgebärde, durch die ein schwächeres, furchtmotiviertes Tier die Aggressivität eines stärkeren, angriffsbereiten Tieres zu hemmen versucht, indem es seine Unterlegenheit signalisiert. Bei den "reassuring gestures" (versichernden Gebärden) versucht ein überlegenes, von einem schwächeren wegen seiner potentiellen Aggressivität gefürchtetes Tier die Furcht- bzw. Fluchttendenz des schwächeren zu vermindern, indem es seine Nicht-Aggressivität signalisiert. Nach van Hooff haben die Beschwichtigungsgebärden also, je nachdem welche Tendenz im Sender überwiegt — die Flucht- oder die Angriffstendenz — die Funktion des "appeasing" oder "reassuring".

Um ein Gruppenleben zu ermöglichen, genügen nicht allein Befriedungsgesten ("appeasing gestures"), sondern es müssen Mechanismen, die im Artgenossen Bindungstendenzen aktivieren, hinzutreten. Bei den meisten Säugetieren lassen sich Verhaltensweisen der sozialen Hautpflege beobachten, die ihre Wurzel sehr wahrscheinlich in der Brutpflege haben und denen damit eine gruppenbindende, zumindest die Kontaktbereitschaft fördernde Wirkung zukommt. Bei fast allen Säugetieren müssen die noch hilflosen Säuglinge durch die Mutter kurz nach der Geburt von den Embryonalhüllen befreit, gesäubert und trocken geleckt und während der ganzen Jugendentwicklung von der Mutter weiterhin gesäubert werden.

Wenn — wie wir annehmen — die sozialen Hautpflegehandlungen der erwachsenen Tiere ihren Ursprung in dieser Mutter-Kind-Beziehung haben, so ist darin impliziert, daß diese Handlungen auf den Empfänger beruhigend wirken und von ihm als freundliche Geste verstanden werden und sie somit sowohl der Aggressionshemmung wie der Förderung der Kontaktbereitschaft dienen.

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 284—291

Beobachtungen zur sozialen Hautpflege bei Primaten, Carnivoren und Ungulaten

Bei den Primaten ist gegenseitige Hautpflege im sozialen Bereich vielfach beobachtet worden. Nach Carpenter (1942) ist die soziale Hautpflege bei Rhesusaffen ein charakteristisches Verhaltensmuster des brünstigen Weibchens, das dem Männchen vor allem unmittelbar vor und nach der Kopulation das Fell putzt. Auf diese Weise wird das Band zwischen Männchen und Weibchen gefestigt und andererseits das Weibchen vor Aggressionen des Männchens geschützt. Die Männchen greifen nämlich sexuell aktiv werdende Weibchen häufig an, und so hat hier die soziale Hautpflege neben der die Partner aneinander bindende Funktion auch die, Angriffe des Männchens zu unterdrücken.

Auch im außersexuellen Bereich kann bei Primaten soziale Hautpflege als Beschwichtigungsgebärde dienen. So kann ein angegriffenes Individuum durch soziale Hautpflege den Artgenossen beschwichtigen. Sparks (1967) beobachtete z. B. wie ein Celebes-Weibchen *(Cynopithecus niger)* versuchte, in Spielsituationen seinen Spielgefährten durch Hautpflege immer dann zu beschwichtigen, wenn dieser zu aggressiv wurde. Hier hat die Beschwichtigungsgebärde die Funktion des "appeasing".

In Sozialverbänden mit strengen Rangordnungsverhältnissen wird die soziale Hautpflege häufig durch eine Aufforderungsstellung des ranghohen Mitgliedes Unterlegenen gegenüber eingeleitet. Bei Altweltaffen erfolgt die soziale Hautpflege in der Mehrzahl der Fälle gegen das Dominanzgefälle in der Sozialhierarchie. Dabei hat die Aufforderungsstellung des Ranghohen den Charakter der Unterwerfung, da das Tier dabei wegsieht oder z. B. sich auf die Seite rollt – Stellungen, die sonst charakteristisch sind für im Rang tiefer stehende Tiere. Dieses Einnehmen einer Unterlegenheitsstellung durch Ranghohe ist als eine "reassuring gesture", als versichernde Gebärde gegenüber unterlegenen Tieren anzusehen. Nach Altmann (zit. bei Sparks 1967) dient das Einnehmen der submissen Aufforderungsstellung durch ein ranghohes Tier dazu, die untergeordneten Individuen zum Kontakt zu ermutigen. Hierzu ist die soziale Hautpflege deshalb besonders geeignet, weil sie unvereinbar ist mit Aggression und Flucht. Der Akteur, d. h. derjenige, der den anderen putzt, braucht in diesem Falle nicht die Aggressivität des Überlegenen zu fürchten. Auf diese Weise kann im Sozialverhalten die Kluft zwischen ranghohen und rangniederen Tieren überbrückt werden.

Umgekehrt kann aber auch ein Ranghoher an Rangniederen soziale Hautpflege vollziehen. Crawford (1942) berichtet ein Beispiel von Schimpansen. Ein dominantes Weibchen lief in aggressiver Weise auf ein rangniederes Weibchen zu, ohne es aber zu berühren. Das letztere schrie gellend auf und sprang in die Luft, woraufhin das ranghohe Weibchen das rangniedere durch soziale Hautpflege beruhigte. Es handelt sich auch hier wieder um eine versichernde ("reassuring") Gebärde.

Bei den Caniden spielt die soziale Hautpflege im Funktionskreis der Paarbildung und bei der Kontaktnahme mit dem Sozialpartner eine Rolle. Lecken gegen das Gesicht des Artgenossen kommt nach der Beschreibung Schenkels (1947) beim Wolf in der aktiven Unterwerfung dem Artgenossen gegenüber und im Paarungsvorspiel vor. Schenkel interpretiert dieses Verhalten als Ausdruck der Ergebenheit und der freundschaftlichen Stimmung und betrachtet es als „umgestaltete Saugbewegung". Ein sich unterwerfender Hund begrüßt auf ähnliche Weise den Menschen, wobei die Hand des Menschen oft das Gesicht als Empfänger der sozialen Hautpflege vertritt.

Beim solitär lebenden Fuchs wurde soziale Hautpflege lediglich in der Ranzzeit zwischen Männchen und Weibchen beobachtet. Hier beknabbern Rüde und Fähe sich häufig in der Kopf-Hals-Region. Oft lädt auch der Rüde die Fähe zur Hautpflege ein, indem er sich quer vor sie setzt oder ihr den Rücken zuwendet. „Hierdurch wird das aggressive Verhalten der Fähe gehemmt. Sie kann nur mit Beknabbern des Rüden reagieren" (Tembrock 1957, S. 331).

Bei den solitär lebenden Feliden gibt es zwischen den Erwachsenen kaum eine Kontaktaufnahme, daher treten bei ihnen Verhaltensweisen der sozialen Körperpflege nur während der Paarungszeit und unter miteinander heranwachsenden Geschwistern auf. Die „soziale Fellpflege besteht im gegenseitigen Belecken des Gesichts, der Ohrmuscheln von innen und außen, des Nackens und im Beknabbern der beiden letztgenannten Partien. Andere Körperteile werden dabei kaum beteiligt" (Leyhausen 1956, S. 25).

Wird im Spiel von Jungkatzen ein Partner zu grob gebissen, so gibt dieser einen Schmerzensschrei von sich, worauf der andere häufig zur sozialen Fellpflege übergeht (Leyhausen 1956). Hier scheint die soziale Fellpflege dazu zu dienen, die Abwehrbewegungen des gebissenen Tieres zu unterdrücken und die Furcht des betroffenen Tieres abzubauen.

Bei den Viverriden ist soziale Hautpflege vom Erdmännchen (*Suricata* spec.) und Genetten bekannt. Hier beobachtet man gegenseitiges Beknabbern und Belecken, das nicht auf den Funktionskreis der Paarung beschränkt bleibt (Dücker 1965).

Bei miteinander bekannten Dachsen kommt gegenseitiges Belecken im Begrüßungszeremoniell vor (Goethe 1964).

Unter den Equiden ist soziale Hautpflege ein charakteristisches Verhaltenselement als Ausdruck freundschaftlicher Beziehungen. Im Sozialverband freilebender Steppenzebras wurde diese Tätigkeit häufig beobachtet, an der immer beide Partner beteiligt sind. Beim Putzen stehen sich zwei Tiere gegenüber und beknabbern einander Hals und Rücken. Bei beiden Partnern muß die Bereitschaft dazu vorhanden sein. „Die häufigsten Sozialkontakte (soziale Hautpflege) haben Stuten mit ihren jüngsten Fohlen, dann mit älteren Fohlen, dann Fohlen untereinander, dann Hengst mit Stuten und Hengst mit Fohlen" (Klingel 1967, S. 597). Der Hengst bevorzugt bei der sozialen Hautpflege oft bestimmte Stuten, was dafür spricht, daß dieses Verhalten hier die Funktion hat, eine individuelle Bindung zwischen Sozialpartnern herzustellen und zu festigen.

Pferde beknabbern sich in derselben Weise wie die Steppenzebras (Eibl-Eibesfeldt 1957). Bei Einhufern kann die soziale Hautpflege auch eine aggressive Stimmung unterdrücken. So beruhigte Antonius (1947) seinen aggressiven Onagerhengst, indem er ihn an der Kruppe kraulte. Dieses Kraulen bewirkte schlagartig einen Stimmungsumschwung im Hengst von der Aggression zur Bereitschaft zur Kontaktaufnahme.

Auch im Sozialverband von Rindern (beobachtet an Camargue-Rindern) dient soziale Hautpflege dazu, Kontakte zwischen den Verbandsmitgliedern herzustellen. Wichtigstes Berührungsfeld beim gegenseitigen Belecken ist die Kopf-Hals-Schulter-Region. Im Funktionskreis der Paarung werden häufig Rücken und Analpartie beleckt (Schloeth 1961). Im Gegensatz zu den Primaten ist bei den Boviden das gegenseitige Belecken zwischen rangniederen und ranghohen Tieren nicht üblich.

Unter den Tragelaphinen neigen Großer und Kleiner Kudu, Sitatunga und Nyala sehr zum gegenseitigen Belecken (Walter 1964). Soziale Hautpflege kommt sowohl zwischen Sozial- und Geschlechtspartnern, als auch zwischen Kampfpartnern vor. Letztere können sich nach einem Kampf von geringerer bis mittlerer Intensität durch gegenseitiges Belecken beschwichtigen. Auch als Einleitung oder als Intermezzo im Paarungsvorspiel hat es beschwichtigende Funktion.

Eigene Untersuchungen an Nagetieren, spez. Muridae

Auch bei Nagetieren kommt der sozialen Hautpflege im Gruppenleben mehrfache Bedeutung zu. Eigene Beobachtungen hierzu machte ich vor allem an Muriden (Gelbhalsmaus, *Apodemus flavicollis*, Waldmaus, *Apodemus sylvaticus* und Hausmaus, *Mus musculus*). Ich will der Beschreibung die Beobachtungen an der Gelbhalsmaus als für die echten Mäuse typisch zugrundelegen.

Unter Gefangenschaftsbedingungen ist die Gelbhalsmaus ein ausgesprochenes Kontakttier, d. h. die in einem Käfig zusammengehaltenen Tiere bewohnen stets ein gemeinsames Nest, auch wenn die Größe des Käfigs die Anlage mehrerer Nester in entsprechendem Abstand ermöglicht. Eine solche Gruppe von Gelbhalsmäusen kann aus Wildfängen bestehen, die gleichzeitig in den Käfig gesetzt werden oder aus einer Familie, d. h. aus Eltern, Kindern und deren Nachkommen. In solchen Gruppen geht es friedlich zu mit Ausnahme der Fortpflanzungszeit, in der sich erwachsene Männchen bekämpfen, so daß in der Regel nur ein ausgewachsenes Männchen mit mehreren Weibchen und Jungtieren in einer solchen Gemeinschaft zusammenlebt.

Die Mitglieder einer solchen Gruppe scheinen sich — wie es von Hausmäusen und Wanderratten bekannt ist — an einem der Gruppe eigenen Geruch zu erkennen, denn fremde, der Gruppe bisher nicht angehörende Tiere werden nach kurzer Geruchsprobe angegriffen und verfolgt.

Ein sehr wesentliches Regulativ für das friedliche Zusammenleben in einer solchen Tierfamilie oder Tiergruppe bildet die soziale Hautpflege. So nahm in einer Gruppe von vier halbwüchsigen, dreißig Tagen alten Weibchen (Geschwister), die in einem Nest zusammenlebten, das gegenseitige Putzen einen wesentlichen Teil der abendlichen Aktivität ein. Eines der Tiere putzt das andere am Kopf, im Nacken, vor den Augen und an der Kehle, oft putzen zwei Tiere gleichzeitig ein Geschwister. Vielfach fordern sich die Tiere zum gegenseitigen Putzen auf. Dazu setzt sich eines vor das andere, wendet den Kopf seitwärts und bietet dem Geschwister bei geschlossenen Augen die Halsregion dar, worauf dieses sofort mit dem Putzen beginnt. Als Putzaufforderung gilt auch, wenn eines der Geschwister sich von vorn unter das andere schiebt, das daraufhin Nacken und Rücken zu putzen beginnt, oder wenn sich eines auf den Rücken legt, um sich zwischen den Vorderbeinen putzen zu lassen.

Nach spielerischen Kämpfen der Geschwister untereinander putzt stets anschließend das eine das andere oder auch beide sich gegenseitig.

Die beschwichtigende Funktion der sozialen Hautpflege wird besonders deutlich, wenn eines der jungen Weibchen zu einem adulten Weibchen in dessen Käfig und damit in ein fremdes Revier eingesetzt wird. Das junge Weibchen wird nach kurzem Beriechen sofort vom adulten Weibchen angegriffen und verfolgt. In der Regel versucht das junge, unterlegene Tier von einem Versteck aus, sich dem adulten Weibchen vorsichtig zu nähern, um es an Kopf oder Hals zu putzen. Gelingt dies, so ist das Jungtier im Augenblick vor Angriffen geschützt. Doch sind diese ersten Kontaktnahmen nie von langer Dauer. Unterbricht die junge Maus das Putzen, so erwacht im überlegenen Tier sehr rasch wieder die Aggression, und es kommt erneut zu Angriff und Verfolgung. Immer wenn das junge Weibchen in den darauf folgenden Stunden dem adulten Tier begegnet, beginnt es sofort das ältere Tier zu putzen, aber niemals war das Umgekehrte zu beobachten, daß das alte, im Revier vertraute Tier den Eindringling putzt. Auch ließ sich das alte Weibchen nur außerhalb des Nestes putzen, niemals im eigentlichen Nest, und so war dem Jungtier der Zugang zum Nest verwehrt. In dieser Situation ist es stets Aufgabe des unterlegenen Tieres durch Hautpflege das überlegene zu beschwichtigen.

Wurde das junge Weibchen in seine Geschwistergruppe zurückgesetzt, so wurde es zunächst intensiv berochen, um dann von allen Geschwistern ausdauernd geputzt zu werden, was sicher als Ausdruck des sozialen Kontaktbedürfnisses zu deuten ist gegenüber dem — wenn auch nur für kurze Zeit — abwesenden Geschwister. Je länger die Trennung eines Gruppenmitgliedes von der Gruppe war, um so intensiver und ausdauernder wird es von den übrigen bei der Rückkehr in die Gruppe geputzt.

Werden zwei junge Gelbhalsmäuse (Geschwister) in das Revier eines erwachsenen Weibchens gesetzt, so versuchen sie nicht nur beide das Weibchen durch Putzen zu beschwichtigen, sondern zeigen auch untereinander ganz intensiv die soziale Hautpflege,

so als müßten sie sich in der fremden, sie verunsichernden Umgebung ihre gegenseitige Kontaktbereitschaft ständig bestätigen und beim bekannten Artgenossen Schutz suchen, vergleichbar der Umklammerung junger Affen, die in Situationen, in denen sie sich fürchten, Schutz beim Artgenossen durch gegenseitiges Aneinanderklammern suchen. Ganz allgemein kann man sagen, daß in fremder Umgebung einander bekannte Tiere stets intensives gegenseitiges Putzen zeigen.

Ein Männchen, das in das Revier eines Weibchens eindringt, fordert das Weibchen zur sozialen Hautpflege auf und beschwichtigt auf diese Weise das Weibchen, das gegenüber dem Reviereindringling zunächst aggressiv, d. h. mit Drohstellung und abwehrendem Schlagen mit den Vorderpfoten reagiert. Bei einer solchen Putzaufforderung schiebt sich das Männchen langsam an das Weibchen heran, hält den Kopf zur Seite und nach unten. Wenn das Weibchen mit der Hautpflege beginnt, ist das Männchen vor weiteren Angriffen und vor Verfolgungen durch das Weibchen geschützt. Das Männchen zeigt durch die Putzaufforderung seine Kontaktbereitschaft, während das Weibchen durch die soziale Hautpflege sowohl seine Kontaktbereitschaft wie auch seine Nicht-Aggressivität signalisiert.

Wenn umgekehrt ein adultes Weibchen zu einem erwachsenen Männchen in den Käfig gesetzt wird, so ist das Weibchen im fremden Gebiet unsicher, fluchtbereit und defensiv aggressiv, d. h. es wehrt zunächst jede Annäherung des Männchens ab und flüchtet vor ihm, bis es dem Männchen gelingt, an das Weibchen heranzukommen und mit der sozialen Hautpflege zu beginnen. Von nun an wird die Abwehr des Weibchens deutlich schwächer, und es ist zur Kontaktaufnahme bereit, was in der gegenseitigen Hautpflege zum Ausdruck kommt. Das Männchen zeigt durch sein Bestreben, das abwehrende und flüchtende Weibchen zu putzen, nicht nur seine Kontaktbereitschaft, sondern signalisiert auch sein nicht-aggressives Verhalten ("reassuring gesture") und kann auf diese Weise die Fluchtbereitschaft des Weibchens hemmen.

Etwas Vergleichbares vollzieht sich, wenn ein adultes Männchen zu einem juvenilen Weibchen in den Käfig gesetzt wird. Das Weibchen flüchtet vor dem überlegenen Eindringling und wehrt jede Annäherung ab. Erst wenn es dem Männchen gelingt, das Weibchen zu putzen, wird die Fluchtbereitschaft des Weibchens schwächer, und seine Kontaktbereitschaft nimmt in gleichem Maße zu. Auch in dieser Situation ist das Verhalten des Männchens als „reassuring gestures" gegenüber dem Jungtier zu deuten.

Die soziale Hautpflege zwischen Männchen und Weibchen gehört nicht zum Paarungsvorspiel, sie wird auch außerhalb der Fortpflanzungszeit gezeigt und dient in erster Linie der Unterdrückung sowohl der Aggressions- wie auch der Fluchtbereitschaft bei der Annäherung zweier einander nicht bekannter Tiere, wobei das Putzen in der Regel als versichernde Gebärde vom überlegenen Tier ausgeht.

Wird einer Weibchengruppe ein juveniles Weibchen beigegeben, so ist dieses äußerst fluchtgestimmt und springt bei jeder Annäherung eines Tieres fort oder wehrt eine Annäherung ab. Sowie es aber einem der Gruppenmitglieder gelingt, den Fremdling eingehend zu beriechen, um ihn dann auch gleich am Kopf oder im Nacken zu putzen, wird seine Abwehr deutlich schwächer, und nach kurzer Zeit läßt er sich bei gesenktem und seitwärts gehaltenem Kopf ausgiebig von den Gruppenmitgliedern putzen. Damit ist seine Aufnahme in die Nestgemeinschaft gesichert. Ebenso verhält sich eine solche Weibchengruppe gegenüber einem jungen Männchen. Auch das wird von allen Gruppenmitgliedern immer und immer wieder geputzt und auf diese Weise in die Gruppe integriert.

Wird dagegen ein adultes Männchen einer Weibchengruppe beigegeben und zeigt dieses Männchen keinerlei Kontaktbereitschaft, was sich darin äußert, daß es sich von keinem der Gruppenmitglieder ausdauernd beschnuppern läßt, so wird es sofort von mehreren Tieren verfolgt und zwar so lange, bis es einen Unterschlupf gefunden hat. Aber auch in den folgenden Stunden und Tagen wird es, sowie es sein Versteck verläßt,

gejagt. Die Weibchen rennen hinter ihm her, versuchen es in den Schwanz oder in den Rücken zu beißen. Die Weibchen geraten dabei in eine solche Kampfstimmung, daß sie auch untereinander höchst unverträglich werden und sich kampfbereit voreinander aufrichten. Erst nach einer gegenseitigen Geruchsprobe lassen sie voneinander ab. Diese Vorgänge wiederholen sich immer wieder, und man muß das adulte Männchen aus dem Käfig herausnehmen, damit es nicht auf diese Weise zu Tode gejagt wird. Da das Männchen weder eine Aufforderungsstellung zum Putzen als "reassuring gestures" einnimmt, noch die aggressiven Gruppenmitglieder durch soziale Hautpflege beschwichtigt, kommt es zu keinerlei Kontaktaufnahme der Tiere untereinander.

Ebenso ergeht es einem juvenilen Männchen, das in den Käfig eines adulten Männchens gesetzt wird. Nach kurzer Geruchsprobe wird es sofort gejagt und verfolgt. Das adulte Männchen greift das flüchtende Männchen stets von hinten an und versucht, es in Schwanz und Rücken zu beißen. Das alte Männchen sucht regelrecht nach dem Eindringling, es läuft witternd im Käfig umher und nimmt sofort die Verfolgung auf, wenn es das junge Männchen ausgemacht hat. Es kommt auch nach tagelangem Zusammensein zu keiner sozialen Hautpflege der Männchen untereinander und damit auch zu keinem sozialen Kontakt. Unter natürlichen Lebensbedingungen wird ein junges Männchen auch sogleich das Revier eines fremden adulten Männchens wieder verlassen. Ebenso wird aber auch ein adultes Männchen von dem Revierbesitzer gejagt und verfolgt, beide Tiere zeigen keinerlei beschwichtigendes Verhalten voreinander.

Bei der Gelbhalsmaus nimmt die soziale Hautpflege der Familien- und Gruppenmitglieder untereinander einen großen Teil der abendlichen Aktivität ein, es kommt ihr in diesem Zusammenhang wohl vor allem die Bedeutung der sozialen Bindung zu.

Die aggressionshemmende Wirkung wird immer dann deutlich, wenn ein unterlegenes Tier auf ein überlegenes Tier trifft und dieses durch Hautpflege zu beschwichtigen sucht ("appeasing"). Als "reassuring gesture", als versichernde Gebärde wird sie beobachtet, wenn ein überlegenes Tier z. B. ein erwachsenes Männchen gegenüber einem jungen Weibchen oder gegenüber einem revierfremden Weibchen seine Kontaktbereitschaft anzeigt und so die Fluchtbereitschaft im unterlegenen Tier hemmt.

Diese hier für die Gelbhalsmaus mitgeteilten Beobachtungen gelten in gleicher Weise für die Waldmaus und die Hausmaus. Wie wir aus den Arbeiten von EIBL-EIBESFELDT (1950, 1967) wissen, dient die soziale Hautpflege in den Sippenverbänden von Hausmäusen, sowie bei Haus- und Wanderratte vor allem der sozialen Kohäsion der Sippenmitglieder untereinander und der gegenseitigen Beschwichtigung. Sie kann in bestimmten Situationen auch eine "reassuring funktion" erhalten und dem Abbau von Furcht im Artgenossen dienen. So beschwichtigt eine Wanderratte, die einen Spielgefährten zu derb gebissen hat, diesen auf sein Fiepen hin durch soziale Hautpflege (EIBL-EIBESFELDT 1967).

Soziale Hautpflege bei solitär lebenden Nagetieren

Auch bei solitär lebenden Nagetieren, so z. B. bei Eichhörnchen und Hamster spielt die soziale Hautpflege hier vor allem im Paarungszeremoniell eine Rolle. Beim Eichhörnchen überwindet das Männchen nach der Werbung, bei der es das Weibchen mittels eines infantilen Stimmfühlungslautes heranlockt, die Kontaktscheu des Weibchens durch ausdauernde soziale Hautpflege (EIBL-EIBESFELDT 1957). Ebenso ist es beim Hamster. Männchen und Weibchen leben als Einzelgänger und kommen nur zur Paarung zusammen, dabei muß das Männchen, das in das Revier des Weibchens eindringt sowohl die Aggression des revierverteidigenden Weibchens wie auch seine Kontaktscheu überwinden. Das Männchen versucht zunächst, das Weibchen mit infantilen Lauten zu beschwichtigen, um dann bei weiterer Annäherung durch intensive Hautpflege die Aggression des Weibchens zu unterdrücken und es zur Kontaktaufnahme umzustimmen.

Zusammenfassend läßt sich über die bisher in dieser Hinsicht beobachteten Nagetiere sagen, daß bei ihnen die Geste der sozialen Hautpflege die nichtfeindliche Annäherung zwischen den Individuen erleichtert. Sie kann dabei befriedende oder versichernde Wirkung haben, je nachdem, ob die Gebärde vom unterlegenen oder überlegenen Tier ausgeführt wird.

Ein unterlegenes Tier kann also mit Hilfe dieser Gebärde den Aggressionstrieb im Artgenossen befrieden. Umgekehrt kann ein überlegenes Tier bei Annäherung einem Schwächeren gegenüber mit dieser Gebärde versichern, daß es nicht angreift, wodurch der Fluchttrieb im Empfänger reduziert wird.

Da die soziale Hautpflege sozial positiv ist, d. h. anziehende Eigenschaften hat, hat sie neben der Funktion der Aggressionshemmung, vor allem auch die, eine Gruppe zusammenzuhalten. Da sie in erster Linie Unterlegene schützt, ermöglicht sie ein sozial entspanntes Beisammensein von Gruppenmitgliedern, die einander unter- oder überlegen sind, ohne daß – wie bei den meisten Nagetieren – eine feste Rangordnung ausgebildet sein muß.

Zusammenfassung

1. Der sozialen Hautpflege kommt im Gruppenleben vieler Säugetiere mehrfache Bedeutung zu. Sie kann als Befriedungsgebärde (appeasing gesture) vom unterlegenen Tier gegenüber dem überlegenen gezeigt werden, oder als versichernde Gebärde (reassuring gesture) vom überlegenen Tier, das auf diese Weise die Fluchttendenz oder Kontaktscheu im unterlegenen Tier zu unterdrücken sucht. Zusätzlich kommt der sozialen Hautpflege eine gruppenbindende Funktion zu bei allen Tieren, die in Familien- oder Gruppenverbänden zumindest zeitweilig oder dauernd zusammenleben.
2. Im Sozialleben der Primaten ist die gegenseitige Fellpflege sowohl als beschwichtigende, wie als versichernde Gebärde und auch als gruppenbindendes Element beobachtet worden.
3. Bei den Caniden dient die soziale Hautpflege vor allem der gegenseitigen Beschwichtigung, aber auch der Partnerbindung.
4. Bei den Equiden und Boviden steht sie im Dienste der gegenseitigen Kontaktaufnahme, bei den Tragelaphinen kommt ihr im Funktionskreis des Kampfes und der Paarung zusätzlich die Aufgabe der gegenseitigen Beschwichtigung zu.
5. Bei den in Sippenverbänden lebenden Nagetieren wie Wald-, Gelbhalsmaus und Hausmaus ist die soziale Hautpflege je nach vorgegebener Situation als beschwichtigende oder als versichernde Gebärde zu beobachten. Weiterhin dient sie dem Zusammenhalt der Gruppenmitglieder untereinander. Bei solitär lebenden Arten wie z. B. Eichhörnchen und Hamster ist die gegenseitige Fellpflege vor allem im Paarungsvorspiel von Bedeutung, um die gegenseitige Kontaktscheu und Aggression zu unterdrücken.

Summary

Social grooming as an appeasing gesture in mammals

1. The social grooming may have multiple significance in the social life of many mammals. It may be an appeasing gesture of the inferior animal towards the superior, or it may be shown by the superior animal as a reassuring gesture to depress the flight tendency or contact shyness of the inferior. In addition, the social grooming has a group tying function in all animals which are living, at least temporary, in family groups or bigger associations.
2. In the social life of primates, social grooming has been observed as appeasing and as reassuring gesture, as well as a group tying element.
3. In the canines, the social grooming serves mainly to appease the partner, but on the other hand in couple formation.
4. In equines and bovines it is used for making contact; in tragelaphines in addition as appeasing gesture in the fighting and mating complex.
5. In rodents which live in family groups, as *Apodemus sylvaticus, A. flavicollis* and *Mus musculus* social grooming is observed, depending on the situation, as appeasing or reassuring gesture. Furthermore it serves the holding together of the members of the group. In solitary species, as squirrels and hamsters, social grooming is of significance during the sexual introductory play to depress aggression and contact shyness.

Literatur

Antonius, O. (1947): Beobachtungen an einem Onagerhengst. Umwelt **1**, 299—300.
Carpenter, C. R. (1942): Sexual behavior of free ranging rhesus monkeys. Journal of comp. psych. **33**, 113—162.
Crawford, M. P. (1942): Dominance and social behavior for chimpanzees in an non- competitive situation. Journal of comp. psych. **33**, 267—277.
Dücker, G. (1965): Das Verhalten der Schleichkatzen (Viverridae). Kükenthal: Handb. d. Zool. **8**, (10), 20 a, 1—48.
Eibl-Eibesfeldt, I. (1950): Beiträge zur Biologie der Haus- und Ährenmaus nebst einigen Beobachtungen an anderen Nagern. Z. Tierpsych. **7**, 558—587.
— (1957): Die Ausdrucksformen der Säugetiere. Kükenthal: Handb. d. Zool. **8**, (6), 1—26.
— (1958): Das Verhalten der Nagetiere. Kükenthal: Handb. d. Zool. **8** (10), 1—88.
— (1967): Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. Piper-München.
Ewer, R. F. (1963): The behaviour of the meerkat, *Suricata suricatta*. Z. Tierpsych. **20**, 570—607.
Goethe, F. (1964): Das Verhalten der Musteliden. Kükenthal: Handb. d. Zool. **8** (10) 19, 1—80.
Hooff, J. van (1962): Facial expressions in higher primates. Symp. Zool. Soc. London, **8**, 97—125.
Klingel, H. (1967): Soziale Organisation und Verhalten freilebender Steppenzebras. Z. Tierpsych. **24**, 580—624.
Leyhausen, P. (1956): Das Verhalten der Katzen (Felidae). Kükenthal: Handb. d. Zool. **8** (10) 21, 1—34.
Schenkel, R. (1947): Ausdrucksstudien an Wölfen. Behaviour **1**, 81—129.
Schloeth, R. (1961): Das Sozialleben des Camargue-Rindes. Z. Tierpsych. **18**, 574—627.
Sparks, J. (1967): Allogrooming in primates: a review. D. Morris (Ed.): Primate ethologie, 148—175.
Tembrock, G. (1957): Zur Ethologie des Rotfuchses *(Vulpes vulpes)* unter besonderer Berücksichtigung der Fortpflanzung. Zool. Garten **23**, 291—532.
Tinbergen, N. (1959): Einige Gedanken über „Beschwichtigungsgebärden". Z. Tierpsych. **16**, 651—665.
Walther, F. (1964): Verhaltensstudien an der Gattung *Tragelaphus* De Blainville, in Gefangenschaft, unter besonderer Berücksichtigung des Sozialverh. Z. Tierpsych. **21**, 393—467.
Wickler, W. (1967): Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik. In: Heberer, G. (Ed.): Die Evolution der Organismen, I, 420—508, 3. Aufl. G. Fischer, Stuttgart.

Anschrift der Verfasserin: Dr. Hanna-Maria Zippelius, 5351 Kommern, Zingsheimer Tal

Zur Kenntnis des Gehirns der Giraffidae (Pecora, Artiodactyla, Mammalia) — ein Vergleich der Neocortex-Oberflächengröße

Von Henriette Oboussier und Gert Möller

Eingang des Ms. 10. 6. 1971

Einleitung

Untersuchungen über Form, Größe und Furchenbild des Gehirns der Giraffidae liegen von Le Gros Clark (1939), Friant (1943, 1952) und Amat-Munoz (1952) vor, während Portmann und Wirz (1950) sowie Mangold-Wirz (1966) die Evolutionsstufe auf Grund der Cerebralisation prüften. Eine Bestimmung der Neocortexoberflächengröße wurde für die Giraffidae bisher nicht durchgeführt. Da diese möglicherweise eine genauere Beurteilung der Unterschiede der phylogenetischen Stellung der beiden Gattungen *Giraffa* und *Okapia* erlauben könnte, wurden diese Größenbestimmungen durchgeführt.

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 291—296

Material und Methode

Als Material standen ein Hirn einer alten männlichen Giraffe (*G. camelopardalis*, gest. im Zoologischen Garten Hagenbeck 1946) und eines subadulten männlichen Okapis (gest. in Quarantäne 1960) zur Verfügung. Beide Hirne wurden von Oboussier etwa 12 Stunden p. m. präpariert. Während das Hirn der Giraffe in 8 % Formol fixiert und verwahrt wurde, wurde das Okapigehirn nach der Formolfixierung leider in Alkohol überführt und ist daher stark geschrumpft.

Zur quantitativen Bearbeitung wurde die rechte Hemisphäre vom übrigen Gehirn abgetrennt. Der Berechnung der Oberfläche des Neocortex liegt die Methode von Elias et al. (1969) zugrunde, die auch von Oboussier (1970), Ronnefeld (1970), Oboussier (1971) sowie Haarmann und Oboussier angewandt wurde. Die Errechnung der Oberfläche erfolgt nach der Formel

$$O = \frac{2\, d \cdot t \cdot P}{6}$$

(O = Oberfläche, t = die Schnittdicke, die theoretisch 0,5 cm beträgt, jedoch mit der Anzahl der Schnitte und der Länge der Hemisphäre korrigiert wird, d = Linienabstand des Zählnetzes, P = Anzahl der Schnittpunkte, 6 = dreimalige Veränderung des Liniennetzes und Zählung beider Schnittseiten).

Um die stark geschrumpfte Neocortexoberfläche des Okapigehirns mit der Oberfläche des Neocortex des Giraffengehirns vergleichen zu können, muß sein Wert korrigiert werden Bei der Annahme, daß die Oberfläche der Neocortexhemisphäre etwa der Oberfläche einer Halbkugel entspricht, läßt sich die geschrumpfte Oberfläche $O_2 = 2\,\pi\, r_2^2$ und die ungeschrumpfte Oberfläche $O_1 = 2\,\pi\, r_1^2$ errechnen. (r_1 = echter Neocortexradius, gemessen am Endocranium, = 5,25 cm; r_2 = geschrumpfter Radius = 4,90 cm). Aus dem Verhältnis der beiden Oberflächen ergibt sich der Korrekturfaktor für die geschrumpfte Oberfläche.

$$\frac{O_1}{O_2} = \frac{2\,\pi\, r_1^2}{2\,\pi\, r_2^2}\ ;\ O_1 = O_2 \cdot 1{,}15$$

Der Korrekturfaktor beträgt hier also 1,15 und entspricht einer Schrumpfung von 13,0 %[1].

Bemerkungen zur Morphologie der Gehirne

Vergleicht man die äußere Form der Gehirne der beiden Arten sowie den Endocranialsitus, so erscheint das Giraffengehirn abgerundeter, das Okapigehirn schmäler. Die Lobi olfactorii liegen bei *Giraffa* fast subcerebral, bei Okapi hingegen sind sie gestielt und liegen praecerebral (vgl. Amat-Munoz 1952). Das Großhirnfurchenbild wurde bereits von Le Gros Clark (1939, *Okapia*), Friant (1943, *Okapia;* 1952, *Giraffa*) und Amat-Munoz (1952, *Okapia* und *Giraffa*) an Hand je eines Exemplars beschrieben. Die uns vorliegenden beiden Gehirne (Abb. 1—3) stimmen im Verlauf der Hauptfurchen mit den Beschreibungen bzw. Abbildungen der früheren Autoren gut überein. Die Variabilität kommt in der Ausbildung der Nebenfurchen besonders bei dem größeren Giraffengehirn zum Ausdruck. In der Medianansicht zeigt *Okapia* eine Verbindung der F. callosomarginalis mit der F. splenialis, während diese bei *Giraffa* selbständig bleiben. Ob es sich um eine individuelle Variabilität oder um ein gattungsspezifisches Merkmal handelt, ist nicht zu entscheiden.

Quantitative Untersuchungen

Die Ausbildung neuer Großhirnzentren und die damit unabhängig vom Körpergewicht verbundene Zunahme des Hirngewichts (Encephalisation) bildet ein Maß für die Evolutionsstufe einer Art. Die Abhängigkeit des Hirngewichts vom Körpergewicht kann

[1] Fräulein E. Wahl danken wir für die Bestimmung des Korrekturfaktors.

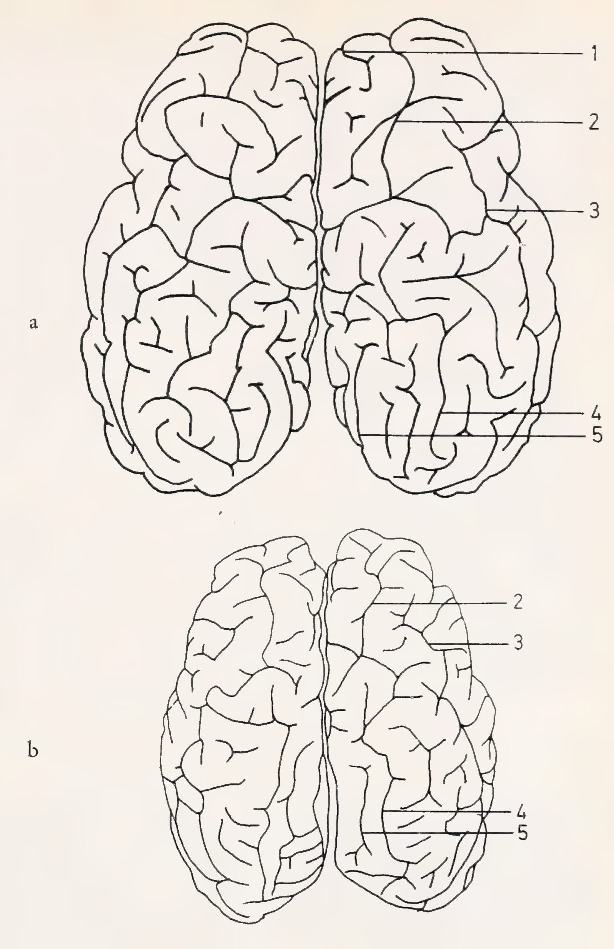


Abb. 1. Großhirnfurchenbild — a. Giraffe, b. Okapi (1/2 nat. Größe); 1 = Fissura crucialis, 2 = Fissura coronalis, 3 = Fissura suprasylvia, 4 = Fissura lateralis, 5 = Fissura entolateralis; Benennung der Furchen nach ANTHONY und GRZYBOWSKI sowie AMAT-MUNOZ (1959)

mit Hilfe der Allometriegleichung y (Hirngewicht) $= b \cdot x^a$ (x = Körpergewicht, b = Cephalisationskoeffizient, a = Exponent für das Ausmaß der Hirngewichtszunahme bei Steigerung des Körpergewichtes) ermittelt werden. OBOUSSIER und SCHLIEMANN (1966) und OBOUSSIER (1971) errechneten die Durchschnittsregressionsgerade für afrikanische Boviden mit den Werten $\log y = 1.2258 + 0.56 \cdot \log x$ ($r = 0.98$). Da bei den hier untersuchten Gehirnen (*Giraffa* 655 g, *Okapia* 475 g) die Körpergewichtsangaben der entsprechenden Tiere fehlten, wurde in Anlehnung an PORTMANN und WIRZ (1950) für *Giraffa* ein Mittelwert von 600 kg und für *Okapia* ein solcher von 240 kg angenommen. Vergleicht man die Lage dieser Werte im logarithmischen System mit der für Boviden ermittelten Geraden (Abb. 4), so liegen beide Werte in etwa gleichem Abstand deutlich oberhalb derselben. Auch MANGOLD-WIRZ ermittelte für Giraffidae eine höhere Stufe als für Bovidae. Die Werte entsprechen fast der Stufe der Regressionsgeraden, die KRUSKA (1970) für Cervidae berechnete.

Für die Größe der Neocortexoberfläche wurden die folgenden Werte ermittelt:

	Giraffa	*Okapia* ermittelt	*Okapia* korrigiert
Hirngewicht frisch	655 g	475 g	—
Körpergewicht geschätzt	600 kg	240 kg	—
Neocortexoberfläche, r. Hemisphäre insgesamt	44,254 mm²	26,354 mm²	30,307 mm²
äußere Neocortexoberfläche, r. Hemisphäre	20,681 mm²	12,210 mm²	14,041 mm²
versenkte Neocortexoberfläche, r. Hemisphäre	23,573 mm²	14,144 mm²	16,266 mm²
von der Gesamtoberfläche versenkt	53,5 %		53,7 %

Abb. 2 (links). Furchenbild der rechten Großhirnhemisphäre — a. Giraffe, b. Okapi (1/2 nat. Größe); 1 = Fissura lateralis, 2 = Fissura suprasylvia, 3 = Ramus descendens suprasylviae, 4 = Fissura lateralis Sylvia, 5 = Fissura praesylvia, 6 = Fissura rhinalis; Benennung der Furchen nach ANTHONY und GRZYBOWSKI sowie AMAT-MUNOZ (1959) — *Abb. 3 (rechts):* Furchenbild (median) der rechten Großhirnhemisphäre — a. Giraffe, b. Okapi (1/2 nat. Größe); 1 = Fissura crucialis, 2 = Fissura splenialis, 3 = Fissura callosomarginalis, 4 = Fissura genualis, 5 = Corpus callosum, 6 = Bulbus olfatorius; Benennung der Furchen in Anlehnung an RONNEFELD (1970)

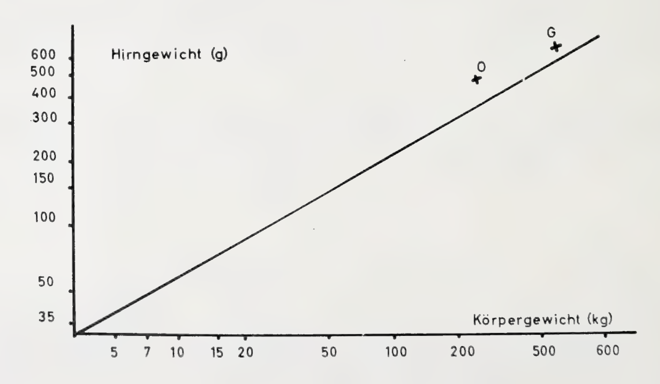


Abb. 4. Encephalisation (Hirngewicht : Körpergewicht); allgemeine Bovidengerade nach OBOUSSIER und SCHLIEMANN (1966); O = Okapi, G = Giraffe

Wird die Neocortexoberflächenentwicklung in Abhängigkeit von dem Hirngewicht (Neocorticalisation B, vgl. RONNEFELD 1970; HAARMANN und OBOUSSIER) ermittelt und im Vergleich zu der durchschnittlichen Regressionsgeraden für afrikanische Bovidae betrachtet, die mit log y = 2.1035 + 0,94 · log x (r = 0.98) errechnet wurde (s. auch OBOUSSIER 1971), so liegen beide Werte deutlich unterhalb der Geraden, d. h. der Neocortex hat nicht den hohen Grad der Entfaltung erreicht, wie er für Boviden im Durchschnitt ermittelt werden konnte (Abb. 5). Dieser Unterschied im Verhalten der Giraffidenwerte im Vergleich zur Bovidengerade scheint auch bei *Capreolus* vorzuliegen (RONNEFELD 1970). Ob bei Cerviden allgemein eine geringere Entfaltung der Neocortexoberfläche relativ zum Hirngewicht als bei Boviden vorliegt, bleibt zu klären. Es wäre dann auch zu prüfen, welche Hirnteile das relativ höhere Hirngewicht in Bezug zum Körpergewicht bedingen.

Fassen wir die beiden Möglichkeiten von Encephalisation und Neocorticalisation zusammen, und betrachten wir die Neocortexoberflächenentfaltung in Abhängigkeit des Körpergewichts (Neocorticalisation A), so rücken die Werte für die Giraffidae dicht unterhalb an die durchschnittliche Regressionsgerade für afrikanische Bovidae heran, die mit log y = 3.2860 + 0.51 · log x ermittelt wurde und liegen im Bereich der für die großen Tragelaphinae + Bovinae von OBOUSSIER errechneten Geraden log y = 3.2866 + 0.48 · log x (r = 0.99). Es erfolgt somit ein Ausgleich der vorher festgestellten Unterschiede; die Giraffidae weisen bei dieser Berechnungsart nunmehr die gleiche Stufe wie die Bovidae auf (Abb. 6).

Bei allen Berechnungen zeigt der Wert von *Okapia* die gleichen Korrelationen wie der Wert für *Giraffa;* beide Formen stehen auf gleicher phylogenetischer Stufe. Die Auffassung von PORTMANN und WIRZ, daß das *Okapi* nicht ein Vertreter ursprünglicher, primitiver Waldformen ist, wird hierdurch bestätigt.

Zusammenfassung

Für *Giraffa* und *Okapia* wird die Größe der Neocortexoberfläche ermittelt und mit den für Bovidae vorliegenden Werten verglichen. Während das Gesamtgehirngewicht im Vergleich zum Körpergewicht bei Giraffidae höher liegt als bei Boviden, ist die Neocortexoberflächenentwicklung im Vergleich zum Hirngewicht geringer. Bei einem Vergleich der Neocortexoberfläche relativ zum Körpergewicht schwinden die Unterschiede zwischen Giraffidae und Bovidae. *Giraffa* und *Okapia* zeigen gleiche Encephalisation.

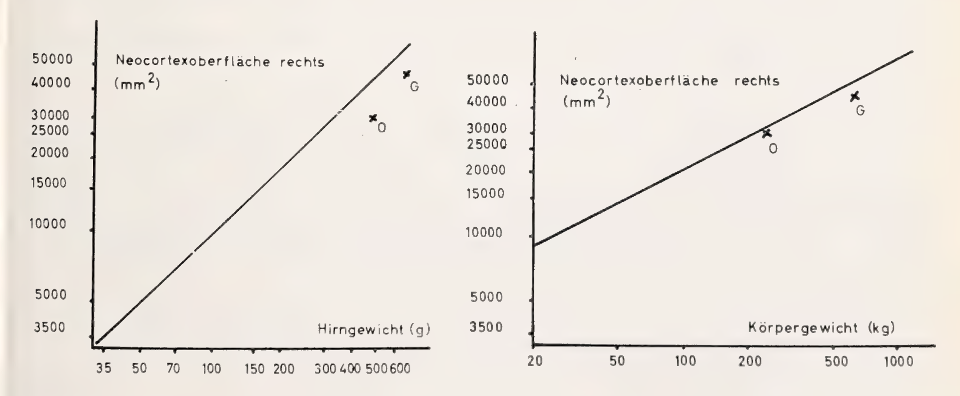


Abb. 5 (links): Neocorticalisation B (Neocortexoberfläche der rechten Hemisphäre : Hirngewicht); allgemeine Bovidengerade nach OBOUSSIER (1971); O = Okapi, G = Giraffe — *Abb. 6 (rechts):* Neocorticalisation A (Neocortexoberfläche der rechten Hemisphäre : Körpergewicht); allgemeine Bovidengerade nach OBOUSSIER (1971); O = Okapi, G = Giraffe

Summary

On the brain of Giraffidae (Pecora, Artiodactyla, Mammalia) with special reference to the surface of the Neocortex

The surface size of the neocortex of *Giraffa* and *Okapia* has been calculated and compared with the resp. dates known for Bovidae. While the total brain weight in comparison to the body weight is higher in Giraffidae than in Bovidae, the development of the neocortex surface in relation to the brain weight was found to be smaller. Considering the neocortical surface in relation to the body weight the difference between Giraffidae and Bovidae becomes eliminated. *Giraffa* and *Okapia* have the same encephalisation degree.

Literatur

Amat-Munoz, P. A. (1959): Vergleichende Untersuchungen zur endocranialen Morphologie und craniocerebralen Topographie von Giraffa und Okapi. (Mammalia, Paraxonia, Pecora, Giraffoidea). Morph. Jb. **100**, 213—264.

Elias, H., Haug, H., Lange, W., Schlenska, G., und Schwarz, D. (1969): Oberflächenmessungen der Großhirnrinde von Säugern mit besonderer Berücksichtigung des Menschen, der Cetacea, des Elefanten und der Marsupialia. Anat. Anz. **125**, 461—463.

Friant, M. (1943): Le cerveau de l'Okapi. C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris **216**, 81—83.

— (1952): Recherches sur le developpement du cerveau de la giraffe (*G. camelopardalis* L.) Acta anat. **16**, 290—298.

— (1952): Les characteristiques fondamentales du cerveau des Giraffidae. C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, **235**, 978—979.

Haarmann, K., und Oboussier, H.: Morphologische und quantitative Neocortexuntersuchungen bei Boviden, ein Beitrag zur Phylogenie dieser Familie. II Formen geringen Körpergewichts (3—25 kg) aus den Subfamilien Cephalophinae und Antilopinae. Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. **68** (im Druck).

Kruska, D. (1970): Über die Evolution des Gehirns in der Ordnung Artiodactyla Owen 1948, insbesondere der Teilordnung Suina Gray 1868 — Z. Säugetierkunde **35**, 214—237.

Le Gros Clark, W. E. (1939): The brain of the Okapi. Proc. zool. Soc. London **109** B, 153—159.

Mangold-Wirz, K. (1966): Cerebralisation und Ontogenesemodus bei Eutherien. Acta anat. **63**, 449—508.

Möller, G. (1971): Die Giraffidae. Staatsexamensarbeit f. d. Lehramt an Gymnasien, Hamburg.

Oboussier, H. (1970): Beiträge zur Kenntnis der Alcelaphini (Bovidae, Mammalia) unter besonderer Berücksichtigung von Hirn und Hypophyse. Ergebnisse der Forschungsreisen in Afrika (1959—1967). Morph. Jb. **114**, 393—435.

— Quantitative und morphologische Studien am Hirn der Bovidae, ein Beitrag zur Kenntnis der Phylogenie. Morph. Jb. (im Druck).

— Morphologische und quantitative Neocortexuntersuchungen bei Boviden, ein Beitrag zur Phylogenie dieser Familie. III. Formen über 75 kg Körpergewicht. Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. **68** (im Druck).

Oboussier, H., und Schliemann, H. (1966): Hirn-Körpergewichtsbeziehungen bei Boviden. Z. Säugetierkunde **31**, 464—471.

Portmann, A., und Wirz, K. (1950): Die cerebralen Indices beim Okapi. Acta trop. Basel **7**, 120—122.

Ronnefeld, U. (1970): Morphologische und quantitative Neocortexuntersuchungen bei Boviden, ein Beitrag zur Phylogenie dieser Familie. I. Formen mittlerer Körpergröße (25—75 kg). Morph. Jb. **115**, 163—230.

Anschrift der Verfasserin: Prof. Dr. H. Oboussier, Universität Hamburg, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum, 2 Hamburg 13, v.-Melle-Park 10

Zur Verbreitung, Bionomie und Biometrie der Gartenspitzmaus (*Crocidura suaveolens* Pallas, 1811) in Nordwestböhmen

Von Pavel Tyrner und Zdeněk Bárta

Okresni muzeum, Litvinov, ČSSR

Eingang des Ms. 6. 7. 1971

Einleitung

Die *Crocidura suaveolens* Pallas, 1811 ist nach Bauer (1960) ein mongolisches Faunenelement. In Norddeutschland erlangt sie die Nordwestgrenze ihres Areales.

Aus der Tschechoslowakei werden zwei Rassen – *Crocidura suaveolens mimula* und *Crocidura suaveolens suaveolens* angegeben (Hanák 1967, Hanzák und Rosický 1949). In Böhmen führt man in der Fachliteratur *Crocidura suaveolens* etwa an zwanzig Stellen an. Vielfach wird angenommen, daß es sich um eine seltene Art handelt, hauptsächlich darum, weil sie schlecht in die Fallen geht und deshalb bei faunistischer Arbeit die Fangergebnisse sehr spärlich sind. In Mitteleuropa befaßte sich mit dieser Art vornehmlich Richter (1953, 1963), Kahmann (1952), Bauer (1960) und einige Zoologen der UdSSR, in Böhmen Pelikán (1955), Vlasák (1969) und in Mähren und der Slowakei Hanzák und Rosický (1949) und Feriancová, Masárová und Hánák (1965).

Die Arbeit will zur Vertiefung der Kenntnisse über diese Art beitragen und Unterlagen zur Rassenfrage der *Crocidura suaveolens* in Mitteleuropa bringen.

Zur Systematik der Gartenspitzmäuse

Die Frage der systematischen Stellung mitteleuropäischer Gartenspitzmäuse ist nicht einfach. Die Rasse *Crocidura suaveolens mimula* kommt fast in allen mitteleuropäischen Ländern vor, in Deutschland, Polen, Tschechoslowakei, Österreich, Schweiz, sogar in Rumänien (Miller 1912), Bulgarien (Markov 1957) und der Ukraine (Abelenzev et al. 1956), die *Crocidura suaveolens suaveolens* dagegen nur in Südmähren, der Slowakei (Hanzák und Rosický 1949) und Ungarn (Éhik 1928), in neuerer Zeit auch in Polen (Huminski und Wojcik-Migala 1967). Die Determination erfolgte hier nach den Körper- und Schädelmaßen der *Crocidura suaveolens*. Feriancová und Hanák (1965) bringen weitere Funde aus der Slowakei. Die Determination Hanzáks und Rosickýs (1949) ist hauptsächlich auf ökologische Umstände der Fundorte gestützt und namentlich auf die verhältnismäßige Größe des Zahnes P_1 und des Paracones P_2. Dieses Merkmal gibt Éhik (1928) an. Die Autoren führen selber an, daß dieses Merkmal nicht konstant ist und durch die Abrasion des Gebisses bei älteren Exemplaren geändert wird. Die Variabilität dieses Merkmales betont auch später Bauer (1960). Die Gebisse der von uns gesammelten Gartenspitzmäuse zeigen bei 30% P_1 größer als Paracon P_2, bei 70% ist P_1 kleiner oder gleicht dem Paraconus P_2.

Auch die Färbung der Gartenspitzmäuse ist kein verläßliches Merkmal zur Unterscheidung dieser Rassen, sie unterliegt lokalen und zeitlichen Veränderungen. Bobrinskij et al. (1965) stellten fest, daß sich die Färbung bei deponiertem Garten-

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 297—304

pitzmausbalgmaterial verhältnismäßig schnell und deutlich änderte. Das einzige Merkmal, welches man gewissermaßen als Rassenunterschied der nordböhmischen und südmährischen bzw. slowakischen Gartenspitzmaus ansehen kann, ist die unterschiedliche Condylobasallänge. Bei den südmährischen und slowakischen Gartenspitzmäusen (Hanzák und Rosický 1949) ist sie kleiner. Der Unterschied kann aber durch die kleine Zahl der gemessenen Individuen verursacht sein. Auch bei augenmerklich kleineren Körperdimensionen, im Vergleich mit mitteleuropäischen Exemplaren, reihen die Zoologen der UdSSR (Migulin 1938) Gartenspitzmäuse aus der Ukraine und Rußland zu *Crocidura suaveolens mimula.*

Die Differenz in den Körpermaßen der Gartenspitzmäuse verschiedener Provenienz, wie sie Bauer (1960) angibt, ist unbedeutend und dadurch, daß sie von einem weniger zahlreichen Material stammt, nicht erwiesen. Man kann nur von Mitteleuropa aus in der Richtung nach Osten (West-Ukraine, Bulgarien) eine Vergrößerung der Körpermaße beobachten.

Aus dem Angeführten geht hervor, daß es verläßliche Kriterien zur Unterscheidung der *Crocidura suaveolens suaveolens* von *Crocidura suaveolens mimula* derzeit nicht gibt. Zur Unterscheidung kann man auch die von Miller (1912) angeführte Diagnose nicht anwenden, da er wahrscheinlich die Nominantrasse *Crocidura suaveolens suaveolens* nicht kannte und *Crocidura suaveolens mimula* nur mit *Crocidura russula* verglich. Die Frage des Vorkommens von *Crocidura suaveolens suaveolens* in Südmähren und der Slowakei macht eine Revision auf Grund umfangreichen Belegmaterials nötig.

Material und Methodik

Das osteologische Material 239 Schädel der Gartenspitzmaus, bzw. deren Fragmente gewannen wir mit beinahe 15 000 Schädeln von Kleinsäugern aus den Gewöllen der Schleiereule *(Tyto alba)* und beim theriologischen Sammeln im Gelände. In den Gewöllen wurden sie an 32 Stellen festgestellt, Individuen in toto hatten wir von 8 Stellen. Herren J. Vondráček und Dipl.-Biol. M. Vlček aus der Bezirksstelle für Naturschutz und Denkmalpflege in Ústí nad Labem danken wir für das freundliche Überlassen von 90 Gartenspitzmausschädeln.[1]

Bei den Messungen suchten wir solche Kriterien aus, welche diagnostisch wichtig sind und auch an den aus Gewöllen gewonnenen Schädeln gut erhalten bleiben. Wir maßen die Länge der oberen Zahnreihe (LOSD — long. ordinis superioris dentium), die Länge der unteren Zahnreihe (LOID — long. ordinis interioris dentium), zygomatische Breite (LaZ — latitudo zygomatici), Länge der Mandibule (LMd — long. mandibulae). Bei einer kleineren Zahl von Schädeln war es möglich, auch die Condylobasallänge (LCb — long. condylobasalis) zu messen. Alle Messungen wurden mit dem Mikroskop (Okularmaßstab, mit einer Genauigkeit von 0,05 mm) durchgeführt. Die Mehrzahl der Belegmaterialien wird in den Sammlungen der Autoren aufbewahrt.

Zur Ökologie und Biologie der Gartenspitzmaus

Die ökologischen Ansprüche der Gartenspitzmaus sind nicht so ausgeprägt wie bei den Arten *Crocidura leucodon* und *Crocidura russula* (Richter 1963). Das Zentrum der Ausbreitung in der Tschechoslowakei liegt in den Niederungen und mittleren Lagen, obwohl sie gelegentlich auch in den Gebirgen gefunden wurde (Hanák 1967), z. B. am Glatzer Schneeberg in einer Höhe von ca. 1000 m (Pax 1937) und im Adlergebirge (Vlasák 1969). Weitere Funde in Höhen von 800 bis 950 m über dem Meere sind aus dem Riesengebirge, Adlergebirge und der Hohen Tatra bekannt (Vlasák 1969).

Es wurde auch die Meinung geäußert, daß die Gartenspitzmaus öfters ins Gebirge eingeschleppt wird (Porkert und Vlasák 1968) und in dem rauhen Gebirgsklima bei

[1] Für die liebenswürdige Determination einiger Gartenspitzmäuse sind wir den Herren RNDr J. Hanzák, Nationalmuseum, Praha, und Dipl.-Biol. H. Richter, Institut für Landesforschung und Naturschutz, Dresden, mit Dank verpflichtet.

ihr dann die Synanthropie am deutlichsten ausgeprägt ist. Dies bezeugt vor allem die größere Wärmeliebe der Crociduren gegenüber den *Sorex*-Arten (HERTER 1952). In den Alpenländern kommt sie nach BAUER (1960) hauptsächlich in den niederen Lagen vor, obwohl sie auch höher steigt als *Crocidura leucodon*. Derselbe Autor kennt sie aus Lagen unter 700 m über dem Meere.

Wir widmeten dem Vorkommen der Crociduren im böhmischen Erzgebirge viel Zeit und Aufmerksamkeit, konnten aber *Crocidura suaveolens* nur an einem Ort (Meziboří, Kreis Brüx, 510 m ü. d. M., ein totes Exemplar am Gehsteig) vorfinden. Auch beim Fangen von Kleinsäugern in den Häusern der Erzgebirgsdörfer während des Winters gelang es uns nicht diese Wimperspitzmaus irgendwo festzustellen. Die wissenschaftlichen Arbeiter des Institutes für Epidemiologie und Mikrobiologie in Prag fangen seit einigen Jahren Kleinsäuger im Erzgebirge, namentlich im Dorf Načetín (Kreis Komotau) und dessen Umgebung. Auch in der umfangreichen Ausbeute dieser Fänge befand sich bisher keine *Crocidura*-Art (Dr. LÍM in verb.). Die Schleiereulengewölle, die wir im Erzgebirge sammelten, lieferten gleichfalls keine einzige *Crocidura*. Dagegen führt LANGE (1955) die Gartenspitzmaus in den Winterfängen aus Annaberg (sächsisches Erzgebirge) an. Auch in 120 Schleiereulengewöllen fand er 56 Stück Wimperspitzmäuse (LANGE 1951)! Dieses interessante Ergebnis könnte man vielleicht durch die abweichende Konfiguration der Landschaft des sächsischen Erzgebirges erklären, die zufolge geringerer Abfallhöhen und weniger geschlossener Waldflächen, das Vordringen dieser *Crocidura*-Art erleichtert. RICHTER (1963), welcher sich ausführlich mit der Verbreitung der Crociduren in Mitteleuropa und vornehmlich in Deutschland beschäftigte, übergeht die Angaben LANGES (1951). Im allgemeinen kann man sagen, daß die Populationsdichte der Gartenspitzmaus im Erzgebirge sehr niedrig ist und die Verbreitung als mosaikartig bezeichnet werden kann.

Das Problem der Synanthropie der Gartenspitzmaus ist noch nicht ganz geklärt und wahrscheinlich lokal veränderlich. Es ist bekannt, daß die Synanthropie gegen die Nordwestgrenze des Areales hin zunimmt. RICHTER (1963) nimmt an, daß die *Crocidura suaveolens* in Deutschland synanthrop lebt, aber schon in Bayern (KAHMANN 1952) und in Österreich (BAUER 1960) gilt das nicht ganz. BAUER (1960) fing eine größere Zahl von Gartenspitzmäusen an Standorten, die vom Menschen nicht beeinflußt waren. Daraus kann man schließen, daß ein Teil der Populationen unabhängig vom Menschen, exoanthrop lebt. Auch in der Ukraine lebt *Crocidura suaveolens* nur gelegentlich synanthrop (ABELENZEV et al. 1956). In Böhmen nähert sich die Verbreitung dieser Art der Nordwestgrenze ihres Areales in Europa und man nimmt an, daß sie synanthrop lebt. PELIKÁN (1955) schreibt, daß er sie niemals weiter als 50 Schritte von Gebäuden entfernt fing. Nach ROSICKÝ und KRATOCHVÍL (1953) lebt sie in Mähren noch exoanthrop, während sie in Böhmen ausgeprägter hemisynanthrop vorkommt. Sie bewohnt besonders gemauerte Hofgebäude der Anwesen. Ihre Hemisynanthropie wird durch stenöke Wärmeansprüche verursacht. Im Frühling verläßt sie die Gebäude und lebt in deren Umgebung. PELIKÁN (1955) legt die Zeit ihrer Frühlingsemigration aus den Gebäuden in den Monat Mai (Nordböhmen), wenn die durchschnittliche Tagestemperatur auf 10° C steigt. Mit dieser Feststellung stimmen auch unsere eigenen Ergebnisse überein, die wir durch Analyse der Schleiereulengewölle in Lužice (Kreis Brüx, Böhmisches Mittelgebirge) ermittelten. Die Gewölle vom Januar (bis 3. Februar 1970) enthielten 16,6 % *Crocidura suaveolens* (an der Gesamtzahl der Kleinsäuger), Gewölle vom Februar und März (bis 17. März 1970) 7,1 % und Gewölle vom März und April (bis 28. April 1970) 6,6 %. In den Gewöllen vom Mai waren überhaupt keine *Crocidura suaveolens*. Den Rückgang während der Wintermonate verursachten ungünstige biotische und abiotische Faktoren, den Rückgang im Mai offensichtlich die Emigration der Gartenspitzmäuse, die sich über die Wintermonate in den Gebäuden konzentrierten.

Daß es auch in Böhmen Populationen der Gartenspitzmaus gibt, die das ganze Jahr über in freier Natur leben, bezeugt eine juvenile *Crocidura suaveolens,* die wir im Naturschutzgebiet Milá (Kreis Brüx, Böhmisches Mittelgebirge) lebendig mit der Hand fingen. Diese, nach der Wachstumskurve (HANZÁK 1966) 15 Tage alt, wurde in einem Steppenbiotop, etwa 1,5 km vom nächsten Gebäude entfernt, gefangen. Eine eventuelle Frühjahrsemigration auf diese Entfernung scheint uns unwahrscheinlich und wir nehmen deshalb an, daß die Art auch frei in der Natur überwintert. Klimatische Bedingungen nähern sich hier den Bedingungen Südmährens (durchschnittliche Jahrestemperatur 9° C, Niederschlagsmenge 500 mm) und ermöglichen das Leben im Freien. Ähnlich fanden wir die Gartenspitzmaus im trockensten und wärmsten Teil des Nordböhmischen Braunkohlenbeckens (durchschnittliche Jahrestemperatur 9° C, durchschnittliche Jahresniederschlagsmenge 450 mm) bei Bylany (Kreis Brüx) in einer Entfernung von 0,5 km vom nächsten Gebäude. Ähnlich wird es offensichtlich in anderen trockenen und warmen Gebieten Böhmens sein, z. B. in der Umgebung Prags, der Elbeniederung und dem warmen Teil des südböhmischen Beckens. Die Abhängigkeit von klimatischen Bedingungen, wenn wir nicht den verschiedenen Grad von Synanthropie bei den Populationen in Betracht ziehen, äußert sich im untersuchten Gebiet in den unterschiedlichen Vorkommen von *Crocidura suaveolens* in den Gewöllen der Schleiereule.

Die höchste Populationsdichte im Gebiet erreicht die Gartenspitzmaus im Böhmischen Mittelgebirge, wo es Kultursteppen-, Steppen- und Waldsteppenbiotope gibt. Davon zeugt das durchschnittliche Vorkommen dieser Art in den Schleiereulengewöllen. An der Nahrung dieser Eule bildet sie hier im Durchschnitt 3,4 % Anteil von allen Kleinsäugern (9 Lokalitäten), im Nordböhmischen Braunkohlenbecken dagegen im Durchschnitt nur 1,31 % (16 Lokalitäten), also weniger als die Hälfte. Im Erzgebirge fanden wir *Crocidura suaveolens* nur einmal. Nach unseren Ergebnissen ist *Crocidura suaveolens* auf geeigneten Biotopen, besonders in der Nähe der menschlichen Siedlungen in warmen Gebieten, kein seltenes Tier.

In den Gewöllen der Schleiereule fanden wir sie an 32 Stellen und nur an 4 fehlte sie. Durchschnittlich war sie in den Gewöllen mit 1,6 % vertreten (230 *Crocidura suaveolens* aus der Gesamtzahl von 14 654 Kleinsäugern). BAUER (1960) gibt für Bayern die Anwesenheit dieser Art in den Gewöllen mit 0,3 bis 1,0 % an. In Nordwestböhmen schwankte das Vorkommen an verschiedenen Stellen zwischen 0,3 bis 16,6 %. Maximal (16,6 %) war sie in den Gewöllen, die wir im Januar 1970 in LUŽICE (Kreis Brüx, Böhmisches Mittelgebirge) sammelten. In dieser Zeit lag eine ziemlich hohe Schneedecke. Man kann daher annehmen, daß sie im Winter sehr aktiv ist. An einigen Standorten trat sie häufiger als andere Insektenfresser auf. Zum Beispiel im trockenen und warmen Teil des Gebietes mit Agrarbiotopen bei den Orten Račice (Kreis Komotau), Vtelno (Kreis Brüx) und České Zlatníky (Kreis Brüx). An sechs Stellen war sie häufiger als *Sorex minutus.*

Einige Forscher untersuchten das Verhältnis von *Crocidura suaveolens* zu *Crocidura leucodon* in den Gewöllen und in der Ausbeute, die durch das Abfangen in Mäusefallen erzielt wurde. BAUER (1960) gibt an, daß die Schleiereule öfters größere Arten der Wimperspitzmäuse *(Crocidura leucodon, Crocidura russula)* jagt und daß in den Gewöllen *Crocidura leucodon* überwiegt. Dasselbe kann man den Arbeiten RICHTERS (1963) und KAHMANNS (1952) entnehmen. BAUER (1960) stellte einvernehmlich mit den beiden angeführten Forschern ein Überwiegen von *Crocidura leucodon* in den Gewöllen fest (474 *Crocidura leucodon* : 82 *Crocidura suaveolens).* Auch in Südmähren und der Südslowakei überwog in den Gewöllen der Schleiereule *(Tyto alba) Crocidura leucodon* gegenüber *Crocidura suaveolens.* In Böhmen sind die Verhältnisse anders als in den Nachbarländern (Deutschland, Österreich, Mähren, Slowakei). Aus Böhmen sind nur zwei belegte Nachweise der *Crocidura leucodon* bekannt, aus Teplice v

Čechách und Marianské Lázně (HANÁK 1967). Uns gelang ein dritter Fund der *Crocidura leucodon* in Lužice, Kreis Brüx, Böhm. Mittelgebirge (TYRNER und BÁRTA 1971). Unsere Ergebnisse: Eine *Crocidura leucodon* unter 14 654 Kleinsäugern (239 *Crocidura suaveolens)* zeigen, daß die Feldspitzmaus in Böhmen eine sehr seltene Wimperspitzmaus ist.

Meßergebnisse

Messungen des Körpers nahmen wir nur an neun Gartenspitzmäusen vor (Tab. 1). Ein juveniles Exemplar hatte die Maße: LC = 47 mm, LCd = 27 mm, LTp = 11 mm. Gewicht 3,5 g (im Alter von 15 Tagen, HANZÁK 1966).

Das Alter der gemessenen Schädel wurde exakt nicht festgestellt. Die Methode der Altersbestimmung bei diesen Tieren nach den Schädelmerkmalen ist noch nicht ausgearbeitet (RYBÁŘ 1970). Bei allen gemessenen Exemplaren stellten wir wenigstens ein minimales Abwetzen des Gebisses fest. Dieses war gut sichtbar und meßbar, insbesondere an den inneren Höckern der unteren Molaren. Wir schlagen deshalb vor, diese Tatsache bei den Messungen des Abrasionsindexes, für die Altersbestimmung auszunützen. Bei den unteren I_1 macht sich auch eine Kürzung im Alter bemerkbar. Eine starke Abrasion des Gebisses, welche die Reife des Individuums

Tabelle 1

Körpermaße der Nordwestböhmischen *Crocidura suaveolens*

	LC	LCd	LTp
n	8	8	8
min	58	30	11,0
max	66,5	37,5	12,0
$\overline{X}$	62,9	33,6	11,5

Tabelle 2

Übersicht der Condylobasallängen europäischer *Crocidura suaveolens*

(nach BAUER 1960, ergänzt)

Gebiet	Autor	n	min	max	M
Ukraine	MIGULIN	11	16,3	17,0	16,65
Ukraine	ABELENZEV et al.	—	16,0	17,0	—
Südrußland	HEPTNER	—	16,0	17,2	—
Sowjetunion	SOKOLOV	—	15,0	17,2	—
Nordbulgarien	MARKOV	23	16,0	18,0	17,15
Ungarn	EHIK	10	15,4	16,5	15,93
Neusiedl	BAUER	27	15,9	17,3	16,5
Slowakei — Mähren	HANZÁK und ROSICKÝ	7	15,6	17,5	16,47
Niederösterreich	ZALESKY	14	16,0	17,3	16,7
Bayern	KAHMANN	21	16,6	17,3	16,93
Schweiz	BAUMANN	—	16,5	17,6	—
Nordwestböhmen	TYRNER und BÁRTA	17	16,2	18,0	17,00
Sachsen	RICHTER	16	16,1	18,0	16,77
Polen	KOWALSKI	—	15,6	17,1	—
Polen	HUMINSKI, WOJCIK-MIGALA	47	15,2	17,4	16,3
Schweiz, Frankreich, Italien	MILLER	12	16,0	17,6	17,0

anzeigt, wurde auch bei solchen Tieren festgestellt, deren Schädelmaße minimal waren (LOSD = 6,88 mm, LOID = 6,44, LaZ = 5,0, LMd = 8,67). Deshalb nehmen wir an, daß die Ergebnisse der Messungen nicht durch jugendliche Individuen verzeichnet sind.

In der diesbezüglichen Literatur mangelt es an Angaben, die einen Vergleich der Schädelmaße erlauben. Nur eine gewisse Differenzierung in der Condylobasallänge ist zu vermerken. Einige Autoren geben sie niedriger an (im Durchschnitt und auch in den maximalen und minimalen Werten), als wir an unserem Material feststellen konnten (Tab. 2). Dieses trifft bei den Gartenspitzmäusen aus der UdSSR, Ungarn, Mähren und der Slowakei, Niederösterreich (Neusiedler See) und Polen zu. Größer und einheitlicher sind die Condylobasallängen der Gartenspitzmäuse aus Sachsen, Nordböhmen, Bayern, Schweiz, Frankreich und Italien. Bei den Gartenspitzmäusen aus Nordbulgarien, Nordböhmen und Sachsen wurde auch die maximale Condylobasallänge von 18,0 mm gemessen. Man kann allerdings annehmen, daß die Meßergebnisse durch unterschiedliche Messungstechnik und einem Anteil jugendlicher Individuen in den Kollektionen verzeichnet sind.

Tabelle 3

Übersicht der Schädelmaße von *Crocidura suaveolens* aus Nordwestböhmen

	LOSD	LOID	LaZ	LMd	LCb
n	208	203	216	192	17
min	6,88	6,44	5,00	8,67	16,2
max	8,22	7,55	5,83	10,00	18,0
$\bar{x}$	7,54	6,97	5,45	9,22	17,00
s	0,236	0,212	0,165	0,292	0,517
$s_{\bar{x}}$	0,016	0,015	0,011	0,021	0,123

Bei den Maßen LMd, LOID und LaZ stellten wir eine breitere Variabilität als andere Autoren fest. Dies ist durch die größere Zahl der von uns gemessenen Individuen verursacht. Ein mathematisch-statistischer Vergleich von Körper- und Schädelmaßen der Gartenspitzmausgarnituren aus verschiedenen Gebieten Europas war mangels brauchbarer Angaben im Schrifttum nicht möglich.

Zusammenfassung

Es wurden 239 Gartenspitzmäuse *Crocidura suaveolens* an 32 Lokalitäten Nordwestböhmens festgestellt. Der Großteil des Materials wurde aus Schleiereulengewöllen gewonnen. Es ergeben sich nachstehende Fakta:

1. Die Gartenspitzmaus kommt am häufigsten im Böhmischen Mittelgebirge vor, wo es Biotope der Kultursteppe, Buschsteppe und Steppe gibt. Hier war sie in der Nahrung der Schleiereule *Tyto alba* mit 3,4 % vertreten. Nicht so häufig ist sie im Nordböhmischen Braunkohlenbecken, wo es sehr viele Ruderalflächen gibt. Hier war sie nur mit 1,3 % vertreten. Im böhmischen Erzgebirge wurde sie nur einmal in einer Höhe von 510 m ü. d. M. festgestellt. An einigen Lokalitäten im Böhmischen Mittelgebirge war sie der häufigste Insektenfresser in der Nahrung der Schleiereule.
2. Im Winter 1970 (Januar) stieg die Anzahl der Gartenspitzmäuse in Lužice, Böhm. Mittelgebirge, auf 16,6 % bei einer hohen Schneedecke. Dieses deutet auf eine große Aktivität der Art auch im Winter hin. Die Zeit der Immigration synanthrop lebender Gartenspitzmäuse in die freie Natur erfolgt nach unseren Erfahrungen gleichlautend mit Pelikán (1955) Anfang Mai. Manche Populationen in den warmen Gebieten überwintern in der freien Natur.
3. Es wurde festgestellt, daß eine zuverlässige Determination der *Crocidura suaveolens suaveolens* und *Crocidura suaveolens mimula* an Hand der zur Zeit bekannten Merkmale

nicht möglich ist. Das Vorkommen der *Crocidura suaveolens suaveolens* in Südmähren und der Slowakei (Hanzák und Rosický 1949) bedarf einer Legalisierung.

4. Nach den Maßen, besonders der Condylobasallänge, gehören nordwestböhmische Gartenspitzmäuse zu den größten ihrer Art und entsprechen den Individuen, die Richter (1953) in Sachsen, Kahmann (1952) in Bayern und Miller (1912) in der Schweiz, Frankreich und Italien untersuchte.
5. Die Feldspitzmaus *Crocidura leucodon* ist in Nordwestböhmen sehr selten und war unter 15 000 Kleinsäugern (aus Gewöllen) nur mit einem Stück vertreten.

Summary

On the Distribution, Bionomy and Biometry of the Lesser White-Toothed Shrew (Crocidura suaveolens Pallas 181,1) in the North-West Bohemia

The authors have collected 239 specimens of *Crocidura suaveolens* on 32 Northbohemian localities from the disgorges of *Tyto alba* mainly. The work brought following results:

1. The abundance of lesser white-toothed shrew is highest in the Bohemian Middlemountains where dominate steppe (cultural, rock and forest steppe). Average representation of this species in the disgorges of *Tyto alba* amounted to 3,4 % of the small mammals here. In the Northbohemian Browncoal Basin was the average representation smaller (1,4 %). The highest locality we investigated in the Ore Mountains is only 510 m a. s. l. On some localities this species is more abundant than other Insectivora.
2. During winter period the lesser white-toothed shrews are very active without respect to high snow layer. The time of immigration synanthroply living specimens to the open air is the beginning of May. Some populations in the warmest Northbohemian region hibernate in the open air.
3. There are no reliable signs usable for differentiation of *Crocidura suaveolens mimula* and *Crocidura suaveolens suaveolens.*
4. By the skull measurements of the populations tested, Northbohemian lesser white-toothed shrews belong to the largest. The values of LCb are alike as investigated Richter (1953) in Saxon, Kahmann (1952) in Bavaria and Miller (1912) in Switzerland, France and Italy.
5. The bicolor white-toothed shrew, *Crocidura leucodon,* is very rare in Northbohemia. We discovered only one specimen in the disgorges of *Tyto alba* among 15 000 small mammals.

Literatur

Abelenzew, V. I., Pidoplitschko, I. G., und Popov, B. M. (1956): Fauna der Ukraine I, Säugetiere, 191—199. Kiew (ukrainisch).

Bauer, K. (1960): Die Säugetiere des Neusiedlersee-Gebietes (Österreich). Bonner Zool. Beiträge **2—4,** 193—198.

Baumann, F. (1949): Die freilebenden Säugetiere der Schweiz. 92—93, Bern.

Bobrinskij, N., Kuznjetsow, B., und Kuzjakin, A. (1965): Bestimmungsschlüssel der Säugetiere der UdSSR, 69—73. Moskau (russisch).

Éhik, J. (1928): Néhány adat Magyarország emlösfaunájanák ismeretéhez. Einige Daten zur Säugetierkunde Ungarns) Ann. Mus. nat. Hung. XXV, 195—203 (ungarisch, deutsche Zus.).

Feriancová, Z., und Hanák, V. (1965): Stavovce Slovenska IV, cicavce. (Die Wirbeltiere der Slowakei, IV. Säugetiere) 58—62, Bratislava (slowakisch).

Hanák, V. (1967): Verzeichnis der Säugetiere der Tschechoslowakei. Säug. Mitt. **15,** 193—221.

Hanzák, J., und Rosický, B. (1949): Nové poznatky o některých zástupcích řádu Insectivora a Rodentia na Slovensku. (A contribution to our knowledge of some representatives of the orders of the Insectivora and Rodentia in Slovakia.) Sbor. Nár. musea v Praze, Reihe B, V, (4); 19—22, (tschechisch, englische Zus.)

Hanzák, J. (1966): Vývoj mládat bělozubky šedé, *Crocidura suaveolens* Pallas, 1821. (Zur Jugendentwicklung der Gartenspitzmaus, *Crocidura suaveolens* Pallas, 1821.) Lynx, **6,** 67—74. (tschechisch, deutsche Zus.).

Herter, K. (1952): Der Temperatursinn der Säugetiere. Beitr. Tierk. u. Tierzucht **3,** 1—164.

Huminski, S., und Wojcik-Migala, T. (1967): Note on *Crocidura suaveolens* Pallas, 1811 from Poland. Acta theriol., XII, **4—12,** 168—171.

Kahmann, H. (1952): Beiträge zur Kenntnis der Säugetierfauna in Bayern. 5. Bericht Naturforsch. Ges. Augsburg, 155—159.

Kowalski, K. (1964): Ssaki (Mammalia), p. 83. Warzsava (polnisch).

Lange, R. (1951): Die Kleinsäuger im Erzgebirge. Sächs. Heimatbl., 538—540.

Lange, R. (1955): In Gebäuden eines Erzgebirgs-Dorfes überwinternde Kleinsäuger. Z. Säugetierkunde, 20, 187—189.
Markow, G. (1957): Die insektenfressenden Säugetiere in Bulgarien. Fauna von Bulgarien, 3, Sofia (bulgarisch, deutsche Zus.).
Migulin, O. O. (1938): Mammals of the Ukrainian SSR. Kiew (ukrainisch, englische Zus.).
Miller, G. S. (1912): Catalogue of the mammals of western Europe (exclusive of Russia) in the collection of the British Museum. London.
Pax, F. (1937): Die Säugetierfauna des Glatzer Schneeberges. Beitr. zur Biologie des Glatzer Schneeberges, Breslau.
Pelikán, J. (1955): Poznámky k bionomii populací našich drobných ssavců (Beitrag zur Bionomie der Populationen einiger Kleinsäuger). Rozpravy ČSAV, Reihe MPV, 1—64 tschechisch, deutsche und russische Zus.).
Porkert, J., und Vlasák, P. (1968): Některé poznatky o vlivu meteorologických podmínek na vnikání drobných savců do obytných budov v Orlických horách. (Zum Einfluß der meteorologischen Bedingungen auf das Eindringen der Kleinsäuger in die Wohnhäuser im Adlergebirge.) Lynx **9**, 61—81 (tschechisch, deutsche Zus.).
Richter, H. (1953): Zur Kenntnis mittelsächsischer Soriciden. Z. Säugetierkunde, **18**, 171—181.
— (1963): Zur Verbreitung der Wimperspitzmäuse (*Crocidura* Wagler, 1832) in Mitteleuropa. Abh. u. Berichte aus dem St. Mus. für Tierk. in Dresden **26**, 219—242.
Rosický, B., und Kratochvíl, J. (1953): Synantropie ssavců a úloha synantropních a exoantropních hlodavců v přírodních ohniscích nákaz. (Die Synanthropie der Säuger und die Rolle der synanthropen und exoanthropen Nagetiere in Naturherden.) Čs. biologie **2**, 278—289 (tschechisch).
Rybář, P. (1970): K metodice určování stáří savců. (To the methods of age determination in mammals.) Práce a studie — přír., **2**, 129—155, Pardubice. (tschechisch, englische Zus.)
Sokolow, I. et al. (1963): Säugetiere der Sowjet-Union. Bd. I, 111—112. Moskau (russisch).
Tyrner, P., und Bárta, Z. (im Druck): Nález bělozubky bělobřiché (*Crocidura leucodon* Hermann, 1870). (Ein Fund der Feldspitzmaus [*Crocidura leucodon* Hermann, 1870]). Vertebratologické zprávy.
Vlasák, P. (1969): K výskytu bělozubky šedé (*Crocidura suaveolens* Pallas, 1811) v Krkonoších a Orlických horách. (Zum Vorkommen der Gartenspitzmaus [*Crocidura suaveolens* Pallas, 1811] im Riesengebirge und Adlergebirge.) Opera Corcontica **6**, 171 bis 172. (tschechisch, deutsche Zus.).

Anschrift der Verfasser: Dipl.-Biol. Pavel Tyrner und Zdeněk Bárta, kresní muzeum, Litvínov, ČSSR

Kreuzung afrikanischer Haarschafe mit deutschen Merinos für Ostafrika

Von Fritz Haring und Amir M. S. Mukhtar

Aus dem Institut für Tierzucht und Haustiergenetik der Landwirtschaftlichen Fakultät der Universität Göttingen und dem Department of Animal Husbandry, Faculty of Veterinary Science, University of Khartoum / Sudan

Eingang des Ms. 1. 8. 1971

Schafe müssen nicht immer Wolle tragen. Es gibt auch Ausnahmen: Von den rund 1000 Millionen Schafen in der Welt sind 6 %, d. h. immerhin 60 Millionen, Haarschafe! In einigen heißen Regionen der Welt, z. B. in Teilen von Afrika, Indien, Pakistan und am Golf von Tabasco an der Karibischen See, werden ausschließlich

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 304—315

Haarschafe gehalten, deren Fleisch der Versorgung der einheimischen Bevölkerung dient. Die Häute werden als Rohmaterial zur Herstellung feiner Lederwaren exportiert. So sind im Sudan mit rund 8 Millionen Schafen nur einige 100 000 Wollschafe zu finden, und in Kenia sind über 3,6 Millionen Haarschafe, aber nur etwa eine halbe Million Wollschafe.

In verschiedenen Ländern Afrikas gibt es primitive Naturpopulationen kleinwüchsiger Haarschafe. Durch Kreuzung mit einer geeigneten Rasse könnte die Selbstversorgung der Afrikaner mit Schaf- und Lammfleisch aus der Nutzung trockener Savannen und wüstenartiger Steppengebiete erheblich verbessert werden. Für diese Kreuzung wäre vielleicht das sogenannte Dorper-Schaf aus Südafrika geeignet, welches dort seit 1942 aus hitzetoleranten Fettsteiß-Haarschafen und englischen Dorset-Horn-Böcken für bestimmte Regionen entwickelt wurde. Diese „Kombinationsrasse" ist in Haarkleid bzw. Bewollung noch nicht einheitlich. Zuchttiere wurden vor einigen Jahren von Swaziland nach Kenia importiert; die Nachzucht ist weitgehend untereinander verwandt (Inzuchtgefahr). Ob es möglich sein wird, blutsfremde Tiere aus Südafrika nach Ostafrika zu holen, ist sehr fraglich. Für Gebiete mit wenig günstigen Weideverhältnissen (low potential areas = range country) ist aber zur Schaffleischerzeugung als alleinigem Produktionsziel ein „verbessertes" Haarschaf unentbehrlich.

Im Oktober 1968 verabredeten die Autoren auf einem Interafrikanischen Seminar in Nairobi ein gemeinsames Zuchtprogramm für ein „Permer"-Schaf aus der Kombinationskreuzung des weißen, schwarzköpfigen Haarschafes Ostafrikas (Blackhead Persian, Abb. 1) mit deutschen Merinofleisch- und Merinolandschafen. Beim Besuch von Prof. MUKHTAR im Mai 1970 in Göttingen wurde die Konsolidierung des Gemeinschaftsversuches an Hand der ersten beiden Geburtsjahrgänge festgelegt. In der Zwischenzeit brachte der dritte Geburtsjahrgang 1971 ergänzende Informationen.

Allein aus organisatorischen Gründen der Schafhaltung ist es in Afrika nicht möglich, bzw. nicht erfolgversprechend, Selektionszüchtung zur Verbesserung der einheimischen Haarschafe zu betreiben. Wie die schematische Darstellung des Zuchtplanes (Abb. 2) zeigt, handelt es sich hier um eine Kombination von erwünschten Genen der beiden Ausgangspopulationen. Tiere der ersten Kreuzungsgeneration werden sowohl auf beide Ausgangspopulationen rückgekreuzt als auch untereinander gepaart (Abb. 3). Aus der wechselweisen Paarung dieser verschiedenen Kreuzungsstufen mit anschließender Selektion auf die im Zuchtziel angestrebten Eigenschaften soll dann im Versuchsbetrieb des Tierzuchtinstitutes der Universität Khartoum/Sudan bzw. auf den Experi-



Abb. 1. Reinrassige Haarschafe (Blackhead Persian) mit ausgeprägtem Fettsteiß im Tierzuchtinstitut Göttingen (Sämtliche Photos: Maria Kosswig, Tierzuchtinstitut Göttingen)

Permer - Project

G. M. Mer — Bl. Per — G. Mer. L.

Bl. Per — F_1 — F_1 — G. M. Mer

3/4 Per 1/4 Mer — F_2 — 1/4 Per 3/4 Mer

5/8 Per 3/8 Mer

F_2	F_1	B. Per
		G. Mer. L.
	F_1	B. Per
		G. M. Mer
R_1	B. Per	B. Per
		B. Per
	F_1	B. Per
		G. M. Mer

reciprocal mating and selection

Bl. Per. = Blackheaded Persian
G. M. Mer. = German Mutton Merino
G. Mer. L. = German Merino Land

3/8 Per 5/8 Mer

F_2	F_1	B. Per
		G. Mer. L.
	F_1	B. Per
		G. M. Mer
R_1	F_1	B. Per
		G. M. Mer
	G. M. Mer	G. M. Mer
		G. M. Mer

Abb. 2. Darstellung des Zuchtplanes für die Kombinationskreuzung von Blackhead Persian-Böcken mit deutschen Merinoschafen

mentalfarmen der Regierung in Kenia die neue Population von angepaßten verbesserten Haarschafen entstehen.

Ziel dieses Versuches am Standort in Göttingen war es, Kenntnisse über den Erbgang von Eigenschaften zu sammeln, um ein an die Klimabedingungen des Sudan und von Ostafrika angepaßtes Fleischschaf zu züchten. Diese als „improver" gedachte neue Population soll die einheimischen afrikanischen Haarschafe („native hair sheep") in Fruchtbarkeit, Frühreife und Fleischwüchsigkeit nachhaltig verbessern.



Abb. 3. Paarungsgruppe deutscher Merinos mit einem Haarschafbock (viertes von links Merinolandschaf, die übrigen Merinofleischschafe)

Im Zuchtziel sollen folgende Eigenschaften verankert sein:

1. Eignung für trockene, heiße Standorte;
2. Fruchtbarkeit. Nur unter günstigen Ernährungsverhältnissen ist Zwillingsträchtigkeit wegen der Milchleistung der Mutter vertretbar; sonst ist eine regelmäßige Konzeption, die ein kräftiges, lebensfähiges Lamm hervorbringt, d. h. jährlich ein Lamm, vordringlich;
3. gute Bemuskelung (mutton meat conformation);
4. mehr Haar- als Haarwollschaf, da mit höherem Wollanteil der Verunreinigungsgrad zunimmt und auch Hautverletzungen auftreten, wenn sich auf Naturweide Dornenzweige verhaken und mitgeschleppt werden;
5. Farbe: wünschenswert nicht-pigmentiertes Haarkleid mit schwarzem Kopf bzw. pigmentierten Schleimhäuten; somit können die Schafe „schwarz und weiß gefleckt" sein, wenn sie nur die Eigenschaften 1–3 besitzen. Das bedeutet, daß vor allem die Standort-Eignung der Haarschafe mit der guten Bemuskelung und Fruchtbarkeit der Merinos kombiniert werden müssen.



a



b

Abb. 4. Zuchtziel des Permer-Projektes: zwei 1971 geborene Lämmer mit erwünschter Farbverteilung, weißem Haarkleid und Fleischwüchsigkeit der Merinos — a. F_1-Jährlingsmutter mit Lamm (3/4 Blackhead Persian, 1/4 Merino). b. F_1-Jährlingsmutter mit Lamm (1/2 Blackhead Persian, 1/2 Merino). Vergleiche die geringere Ausbildung des Fettsteißes bei niedrigerem Persian-Anteil

Die seit 1968 mit etwa 30 Mutterschafen und etwa 10 Böcken in Göttingen durchgeführten Versuche sollten den Erbgang einiger wichtiger Merkmale klären (Abb. 4, 5). Damit sollten Studien an Ausgangstieren deutscher Merinos und an in Deutschland gezüchteten Tieren verschiedener Kreuzungsstufen gemacht werden, die 1972 nach dem Sudan bzw. Kenia abgegeben werden sollten.

In Afrika würde dann an den in Göttingen geborenen Schafen und deren Nachzucht ab 1972 das erste Zuchtziel „Eignung für heiße, trockene Standorte" geprüft. Die reziproke Ausgangskreuzung von Merinofleischschafböcken mit Blackhead Persian-Muttern soll in Kenia das für den Sudan begonnene Projekt ergänzen; geeignete Tiere der neuen Kombinationszucht können der dortigen Dorperzucht neue Impulse geben.

Zur Fruchtbarkeit

Die Fruchtbarkeit bedarf mehrjähriger Studien an Mutterschafen. Die für den Versuch verwendeten deutschen Merinos waren auf das Merkmal Zwillingsbereitschaft

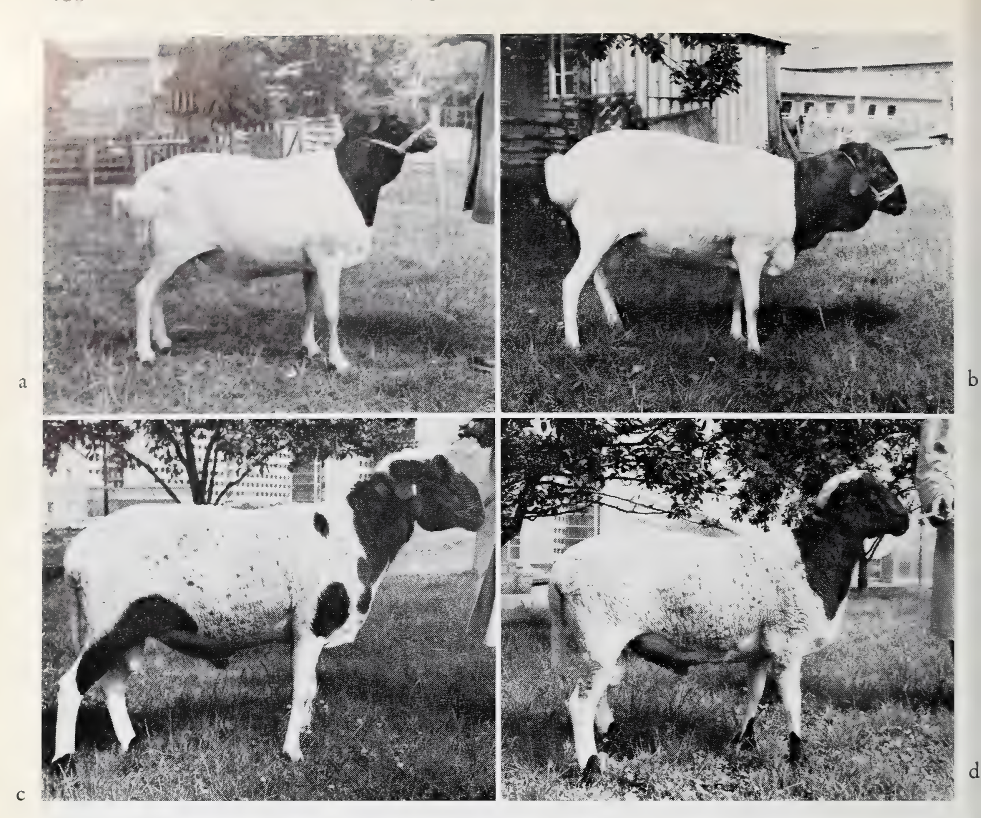


Abb. 5. Stammböcke des Permer-Zuchtprojektes — a. Blackhead Persian-Altbock aus Berlin, 3jährig, Widerristhöhe 68 cm, Gewicht 58 kg. b. Blackhead Persian-Jungbock aus Duisburg, 1½jährig, Widerristhöhe 60,5 cm, Gewicht 49,5 kg. c. F_1-Altbock (Vater Blackhead Persian, Mutter Merinolandschaf) 2½jährig, Widerristhöhe 77,7 cm, Gewicht 85 kg. d. F_1-Jungbock (Vater Blackhead Persian, Mutter Merinofleischschaf) 1½jährig, Widerristhöhe 70 cm, Gewicht 68 kg

ausgewählt. Das bestätigte sich 1970 in einem durchschnittlichen Ablammergebnis von 140 %, 1971 sogar von 160 % der Merinomuttern. An weniger günstigen Standorten sollten Mehrlingsgeburten nicht angestrebt werden (Abb. 6).

Zur Frühreife

Die Frühreife der ersten Kreuzungsgeneration ist unter Göttinger Umweltbedingungen sowohl hinsichtlich früher Geschlechtsreife als auch des intensiven Wachstums in Gewicht und Größe beachtenswert. Die weiblichen F_1-Tiere wurden im ersten Lebensjahr tragend und zogen ihr Lamm bei guter Milchleistung auf; die Jungböcke lieferten bereits mit 7–8 Monaten befruchtungsfähiges Sperma. Im übrigen zeigen die Gewichte der Lämmer auch die notwendige Wachstums-Intensität.

Zu Wachstum und Schlachtkörperwert

Als bedeutendes Zuchtziel wurde eine gute Bemuskelung (meat conformation) gefordert, die 1970 und 1971 an den Kreuzungstieren mit befriedigendem Ergebnis unter-



Abb. 6. Nach Zwillingsgeburten selektierte Merinofleischschafe bringen auch bei Anpaarung an Blackhead Persian-Böcke Zwillinge. Neben der Pigmentierung am Kopf können auch am Körper Pigmentflecke auftreten

sucht wurde. Beachtenswert sind die Zartheit und der Wohlgeschmack des Fleisches solcher Kreuzungstiere (Abb. 7).

Gewichte der verwendeten Zuchttiere

Wägungen von zwei- bzw. dreijährigen Zuchttieren der Ausgangspopulation mögen Anhaltspunkte dafür geben, wie weit unter den in Göttingen gegebenen relativ günstigen Ernährungs- und Haltungsbedingungen ausgewachsene Tiere sich unterscheiden:



a b

Abb. 7. Vergleich von Schlachtkörpern verschiedener Kreuzungsstufen (beachte Ausbildung von Keule, Rücken und Länge) — a. F_1-Tiere (Vater Blackhead Persian-Bock, Mutter Merinofleischschaf links und rechts außen; Mutter Merinolandschaf zweites von links; Mutter Texelschaf zweites von rechts). b. 1. Rückkreuzung auf Merino, d. h. $^1/_4$ Blackhead Persian, $^3/_4$ Merino. Vater F_1 (Blackhead Persian × Merinolandschaf), sämtliche Mütter Merinofleischschafe

Haarschafe

Blackhead Persian: Der dreijährige Altbock wiegt 58 kg; der 1½jährige Jungbock 49,5 kg, die gleichaltrigen weiblichen Tiere knapp 30 kg.
Kamerun: Der dreijährige Altbock wiegt 50 kg, die weiblichen Tiere 32—37 kg.
F_1-(Blackhead Persian × Kamerun): Der im Programm eingesetzte zweijährige Bock wiegt 52 kg.

Wollschafe

Merinofleischschafe: Die als weibliches Ausgangsmaterial verwendeten ausgewachsenen 20 weiblichen Merinos wogen im Mittel 60,3 kg mit geringer Streuung von 56 bis 64 kg. Merinoböcke wurden hier nicht verwendet; die reziproke Paarung mit weiblichen Blackhead Persian ist zu einem späteren Zeitpunkt in Kenia geplant.

Kreuzungsstufen

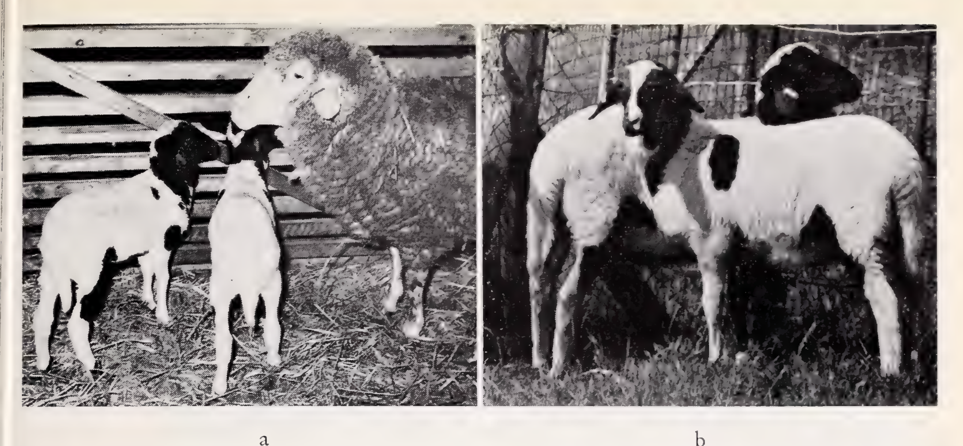
Ein F_1-Bock aus der Paarung Blackhead Persian × Merino wiegt 2½jährig 85 kg, zwei 1½jährige 68 und 76 kg. Die weiblichen F_1-Tiere wiegen 1½jährig nach erstmaliger Lammung mit 15 Monaten im Mittel 44 kg (42—48 kg).
Rückkreuzungen von F_1-Tieren mit Blackhead Persian sind erst ab 1971 geboren.

Lämmerzuwachs bei intensiver Fütterung

Die Gewichtsentwicklung von je 30 bis 40 Lämmern der Geburtsjahrgänge 1970 und 1971 ist in der Tabelle wiedergegeben. Dabei ist der Einfluß der Merinofleischschafe gegenüber den Haarschafen offensichtlich.
Mit den Ausschlachtungen von nicht zur Zucht benötigten Bocklämmern des Geburtsjahres 1971 geht der erste Abschnitt dieses Versuches zu Ende. Im zweiten Abschnitt ab 1971/72 soll der Versuch als Vergleich gleichzeitig in Khartoum und Göttingen laufen.
Im Sudan soll die Lammfleisch-Produktion weitgehend einer Arbeitsteilung in Züchtung und Mastlämmerproduktion unterworfen werden, wie sie sich dort als „stratification" bei der Wüstenschafhaltung anbahnt. Mit Beginn der Trockenzeit werden Jungtiere (feeders) von den Nomaden angekauft und in Mastbetrieben (feed lots) oder auf bewässerten Weiden in der Nähe der Verbraucherzentren vor der Schlachtung ausgemästet (finished).
Die zwei letzten im Zuchtziel geforderten Eigenschaften sind untergeordnet, wenn die drei ersten (Anpassung, Fruchtbarkeit und Fleischfülle) erreicht werden.

Gewichtsentwicklung von Kreuzungsstufen in kg

Kreuzungsstufe	F_1		R_{1M}	Dreirassen-kreuzung	Haar-schafe
Vater-/Mutterrasse	Blackh. Persian ×	Merino	F_1 × Merino	Bl. Pers./ Mer./ Kamerun	Bl. Pers. u. Kamerun
Jahrgang	1970	1971	1971	1971	1971
Geburtsgewicht kg	3,9	4,0	3,4	4,1	2,1
50-Tage-Gewicht kg	16,5	15,4	14,0	14,9	7,7
100-Tage-Gewicht kg	23,3	26,2	25,5	25,1	13,7
150-Tage-Gewicht kg	29,2	31,9	35,4	—	—



a b

Abb. 8. Entwicklung des Haarkleides von F1-Zwillingen (Blackhead Persian × Merinolandschaf) — a. im Alter von 4 Wochen (reines Haarkleid). b. im Alter von 11 Wochen (allmähliches Durchwachsen von grober Wolle)

Zu Haarkleid und Bewollung

Die Kreuzungstiere werden mit einem Haarkleid geboren, durch welches vom dritten Monat ab Wolle durchwächst (Abb. 8). Diese ist aber meist so kurz, daß sie nicht geschoren zu werden braucht. Offensichtlich werden an der Unterseite, Hals und Flanken, bei den meisten Kreuzungstieren große Wollpartien wieder abgestoßen, so daß nur eine schüttere Wolldecke auf dem Rücken übrig bleibt (Abb. 9). Das entspricht weitgehend dem Zuchtziel der südafrikanischen Dorper. Eine solche Wollbedeckung ist ein wertvoller Schutz der Tiere in kalten Nächten an ariden Standorten und in der Regenzeit. Dieser Haar-Woll-Wechsel kann im Sudan völlig anders verlaufen als z. B. in Göttingen. Er setzt hier bereits Ende Februar ein, obwohl es draußen noch kalt ist. Allerdings ist der Stall auf + 10° C erwärmt.



a b

Abb. 9. Wollwechsel zum Haarschaf ähnlich wie bei der Dorperzüchtung — a. Dorperschaf aus Swaziland in Kenia. b. F1 (Blackhead Persian × Merinofleischschaf)) in Göttingen



Abb. 10. Dominante Vererbung der Schwarz-Weiß-Verteilung. Merinofleischschafmütter mit Lämmern vom Blackhead Persian-Bock; die Lämmer zeigen die Pigmentierung des Kopfes wie der Blackhead Persian-Vater

Zur Vererbung von Farbe und Körpermerkmalen

Wünschenswert bleiben ein nicht-pigmentiertes Haar-Wollkleid und ein schwarzer Kopf. Die Pigmentierung von Kopf und Schleimhäuten gilt als Schutz gegen allergische Erkrankungen (Fagopyrismus)[1] durch die Aufnahme alkaloidhaltiger Pflanzen auf Naturweide. Diese Farbverteilung wird mit mannigfaltigen Variationen der Scheckung gegenüber der ganzen Pigmentlosigkeit der Merinos in der ersten und der nächsten Kreuzungsgeneration dominant vererbt (Abb. 10, 11). Das ist ein wichtiges Ergebnis.



a b

Abb. 11. Die sich rezessiv vererbende Pigmentlosigkeit der Merino gegenüber der Pigmentierung der Blackhead Persian kann bei Rückkreuzungen der F_1 nach Merino zur Aufspaltung von pigmentlosen Lämmern führen — a. pigmentlose Lämmer aus der Rückkreuzung der F_1 nach Merino. b. pigmentierte Lämmer aus der Rückkreuzung der F_1 nach Merino

[1] Haring, F., und Gruhn, R. (1966): Züchterische Maßnahmen zur Verbesserung der Schafproduktion unter Berücksichtigung klimatischer Standortbedingungen. Z. Tierzüchtg. Züchtungsbiol. **83**, 1—48.



Abb. 12. Kein dominant rezessiver Erbgang bei Texel als Mutter. Die Anpaarung von Blackhead Persian-Böcken an Texelschafe bringt schwarze Lämmer, die seitlich Moiréemuster aufweisen

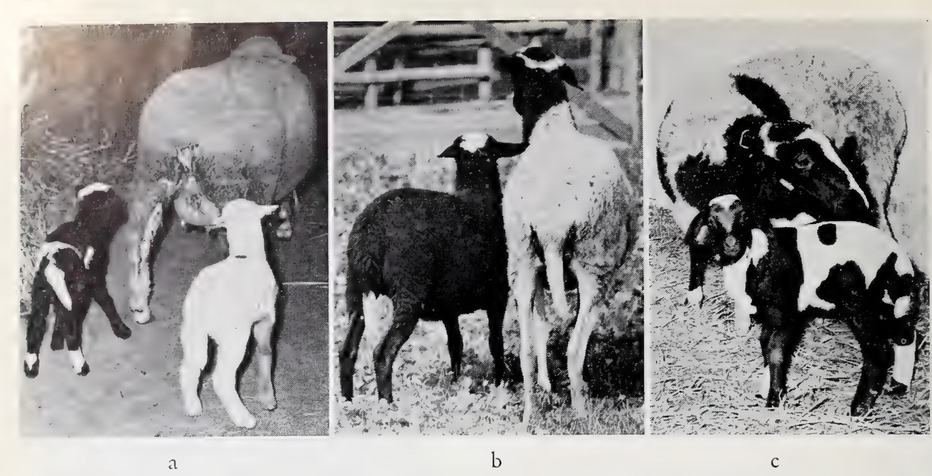
Bei einer Versuchspaarung vom Blackhead Persian-Bock mit Texel-Mutter ist dieser Erbgang nicht zu bestätigen. Es wurden schwarze Lämmer mit silberweißer Moirée-Sprenkelung an den Seiten geboren (Abb. 12). Diese Paarung wird nicht weitergeführt, da sich die Texelkreuzungen nicht durch bessere Bemuskelung als die Merinokreuzungen erweisen, andererseits Texel maritimes, Merinos arides Klima bevorzugen.

Mit besonderer Befürwortung durch Prof. MUKHTAR wurde eine weitere Ausgangspopulation „Braune Kamerun-Haarschafe" aus Westafrika zu einer Dreirassenkreuzung in den Versuch einbezogen. Dadurch sollte die Veranlagung zur Anpassungsfähigkeit erhöht werden, die auf Grund der glatten, gänzenden und straff anliegenden Behaarung der Kamerunschafe vermutet wird (Abb. 13). Die Vererbung der braunen, im kleinen Rahmen (geringerer Größenwuchs) stehenden Populationen ist sehr interessant.

1. Schwarz-weiß des Blackhead Persian ist vollständig dominant über ganzfarbig Braun der Kamerunschafe.
2. Kommen von zwei Seiten Gene für die Ganzfarbigkeit (von Kamerun und Merino), so treten ganzfarbige Lämmer auf, und zwar ganz schwarze oder bei einer Zwillingsgeburt aufspaltend in ein einfarbig schwarzes und ein ganzfarbig weißes Lamm (Abb. 14 a).
3. Durch die Kombination von nur $1/4$ Merino-Anteil mit $3/4$ Haarschaf-Anteil wird die Neigung zu geringerer Bewollung größer, bzw. ein Haarkleid ohne Bewollung erzielt.



Abb. 13. Paarungsgruppe Blackhead Persian-Bock mit Fettsteiß mit braunem Kamerunschaf ohne Fettschwanz. Auch gegenüber dem Braun erweist sich die Zeichnung der Blackhead Persian als dominant; der Fettschwanz wird durch einen Dreiecks-Schwanz ersetzt

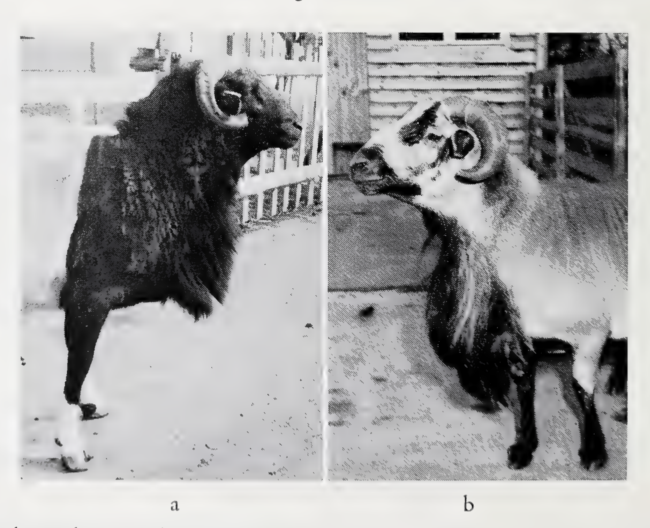


a b c

Abb. 14. Dreirassenkreuzungen unter Einbeziehung des braunen Kamerunschafes — a. Merinomutter mit Zwillingen von F1-Bock (Blackhead Persian × Kamerun). Ganzfarbigkeit kommt von Kamerun und Merino, dadurch treten ganzfarbige Lämmer auf, die in einer Zwillingsgeburt in Schwarz und Weiß aufspalten können. b. F1-Mutter (Blackhead Persian × Merinoland Nr. 14) mit Lamm von Kamerunbock. Die Dominanz der Ganzfarbigkeit des Kamerun führt zu einem ganz schwarzen Lamm. c. F1-Mutter (Blackhead Persian × Merinoland Nr. 14) mit Lamm vom F1-Vater (Blackhead Persian × Kamerun). Die zweimalige Verwendung von Blackhead Persian als Großvater verhindert die Ganzfarbigkeit bei der Dreirassenkreuzung.

4. Bei Kamerunschafen ist der Bock behornt, das Mutterschaf nicht. Paart man das unbehornte Kamerunschaf mit dem unbehornten Blackhead Persian-Bock, so ist der F1-Haarbock behornt (dominant von der unbehornten Mutter) und schwarzweiß. Auch die Hals-Brust-Mähne des männlichen Kamerunschafes wird dabei in gleicher Weise dominant vererbt (Abb. 15).

Der Erbgang der Ohrgröße, wie er von der Karakulzucht her bekannt ist, konnte beobachtet werden, als ein stummelohriges Blackhead Persian-Mutterschaf mit einem



a b

Abb. 15. Vererbung der Hornform und Mähne der braunen Kamerunschafe auch bei Kreuzung mit Blackhead Persian — a. F1-Bock (Blackhead Persian-Vater × Kamerun-Mutter) — ist das Lamm von Abb. 13. b. reinrassiger Kamerunbock, 2½jährig



Abb. 16. Vererbung des Stummelohres — Paarungsgruppe F1-Bock (Blackhead Persian- × Merino-Land-) mit stummelohrigem Blackhead Persian-Mutterschaf und deren Lamm (3/4 Blackhead Persian)

F1-Bock zur Erzielung eines Kreuzungslammes mit 3/4 Anteil Blackhead Persian gepaart wurde. Hier war die Stummelohrigkeit einwandfrei dominant, während man sonst intermediären Erbgang unterstellt (Abb. 16).

Der je nach Futterzustand ausgeprägte Fettsteiß der Blackhead Persian ist bei den Kreuzungen mit Merinos wie auch mit braunen Kamerunschafen verschwunden, d. h. er wird eher rezessiv als intermediär vererbt (vgl. Abbildungen der Lämmer).

Zusammenfassung

Mit Ausgangsmaterial aus deutschen Zoologischen Gärten (Berlin, Duisburg, Schwalmtal) wurden seit 1968/69 in Göttingen an Hand von Kreuzungen afrikanischer Haarschafe (Blackhead Persian und Kamerun) mit deutschen Merinofleischschafen Kenntnisse über den Erbgang verschiedener Eigenschaften gesammelt. Auf dieser Grundlage sollen an die Klimabedingungen im Sudan bzw. Kenia angepaßte Fleischschafe gezüchtet werden, die keine Wolle liefern, aber durch Verbesserung der kleinen einheimischen Haarschafe der vermehrten Fleischversorgung für die afrikanische Bevölkerung dienen.

Summary

Crossbreeding African Hair Sheep with German Merino Sheep for East Africa

Based on an animal material derived from German zoological gardens (Berlin, Duisburg, Schwalmtal) crossbreeding experiments have been conducted with Afrikan hair sheep (Blackhead Persian and brown Cameroun sheep) and German Merino sheep in Göttingen since 1968/69 with the aim to get an insight into the pattern of inheritance of various characteristics. These experiments are designed to develop a mutton sheep adapted to the climatic conditions of Sudan and Kenya and not producing wool, but which would be able to improve the small-bodied native hair sheep in meat conformation for a better meat supply of the African population.

Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. F. Haring, Institut für Tierzucht und Haustiergenetik der Universität, 34 Göttingen, Albrecht-Thaer-Weg 1 und Prof. Dr. A. M. S. Mukhtar, Department of Animal Husbandry, Faculty of Veterinary Science, University of Khartoum, Sudan

The Rabbit-eared Barnacle, *Conchoderma auritum*, on the Teeth of the Dolphin *Stenella frontalis*

By P. J. H. van Bree

Receipt of Ms. 9/2/1971

During a stay in Abidjan, Ivory Coast, to study Cetacea, I could collect two specimens of the species of dolphin *Stenella frontalis* (G. Cuvier, 1829). The animals were caught off Vridi, near Abidjan, at a distance of about 12 miles from the coast in May 1970. On the two dolphins as well as on other specimens belonging to the same species will be reported elsewhere. In this note only the stalked barnacles found attached on the teeth of one of the dolphins will be discussed briefly.

The barnacles were found on mandibular teeth near the tip of the snout (figs 1, 2). The crustaceans were detached, preserved and sent to Dr. William A. Newman (Scripps Institution of Oceanography, La Jolla, California) for identification. Dr. Newman, whom I thank hereby again for his kind help, studied the ectoparasites and reported that they belonged to the species commonly known as the Rabbit-eared Barnacle, *Conchoderma auritum* (Linnaeus, 1767). These stalked barnacles are often found on baleen whales and on large toothed whales; for a detailed review of the occurrence of the species on Cetacea, see Clarke (1966).

It seems that small odontocetes are only rarely infected with *Conchoderma*. Morris and Mowbray (1966) reported the occurrence of the Rabbit-eared Barnacle on the teeth of the dolphin *Stenella roseiventris* (Wiegmann, 1846) (probably a junior synonym of *Stenella longirostris* [Gray, 1828]), caught in Hawaiian waters. Perrin (1969) recorded the barnacle on the teeth of a *Stenella graffmani* (Lönnberg, 1934) from the eastern central Pacific. As far is known to me, *Stenella frontalis* is the third species of small dolphin on which this barnacle has been found.



Fig. 1. Head of *Stenella frontalis* with stalked barnacles on the teeth (see arrow)

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 316—317

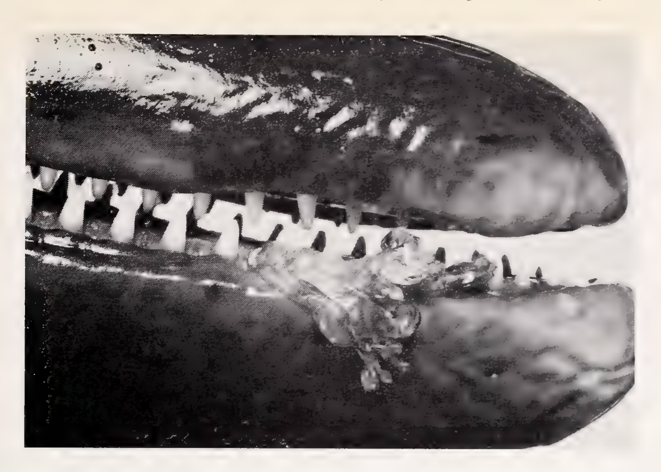


Fig. 2. Rabbit-eared Barnacles, *Conchoderma auritum,* fixed on some teeth of *Stenella frontalis.* (Photographs by A. L. van der Laan – ZMA)

Contrary to *Conchoderma auritum,* the ectoparasitic crustacean *Xenobalanus globicipitis* Steenstrup, 1852 is quite often found on small odontocetes living in the Mediterranean and Atlantic Ocean (see e. g. Richard 1936 and Pilleri 1970). I collected some specimens from the tips of the flippers and flukes of a *Delphinus delphis* Linnaeus, 1758, caught off Dakar, Sénégal, during December 1967. Although *Conchoderma auritum* and *Xenobalanus globicipitis* are generally called ectoparasites, the relation between these stalked barnacles and dolphins is actually an epizoic association or a kind of commensalism.

References

Clarke, R. (1966): The stalked barnacle *Conchoderma,* ectoparasitic on whales. Norsk Hvalfangst-Tid., **55** (8), 153—168.

Morris, R. A., and Mowbray, L. S. (1966): An unusual barnacle attachment on the teeth of the Hawaiian Spinning Dolphin. Norsk Hvalfangst-Tid., **55** (1), 15—16.

Perrin, W. F. (1969): The barnacle *Conchoderma auritum* on a porpoise *(Stenella graffmani).* J. Mammalogy, **50** (1), 149—151.

Pilleri, G. (1970): *Xenobalanus globicipitis* Steenstrup on *Delphinus delphis, Stenella styx* and *Tursiops truncatus* of the Western Mediterranean: 248—249, 1 pl. in: G. Pilleri (Ed.): Investigations on Cetacea II. Berne.

Richard, J. (1936): Documents sur les Cétacés et Pinnipèdes des croisières du Prince Albert Ier de Monaco. Résultats Camp. Sci. Monaco, fasc. 94, 1—72, 8 pls.

Author's address: Dr. P. J. H. van Bree, Institute of Taxonomic Zoology (Zoological Museum), 53 Plantage Middenlaan. NL – Amsterdam 1004

SCHRIFTENSCHAU

THENIUS, E.: Stammesgeschichte der Säugetiere (einschließlich der Hominiden). Handbuch der Zoologie Bd. 8, Teil 2, Liefg. 47—48, 722 S. Walter de Gruyter und Co., Berlin 1969. 400,– DM, geb. 440,– DM.

Zehn Jahre sind seit dem Erscheinen des Buches: „Stammesgeschichte der Säugetiere" von E. THENIUS und H. HOFER vergangen. Inzwischen liegt eine Fülle von neueren Ergebnissen zu diesem Thema vor, und der Autor selbst bekennt, . . . „daß wohl kaum ein anderes Teilgebiet der Biologie so rasch Gefahr läuft, zu veralten, wie die Phylogenetik". Besonders die Säugetierkundler unter den Zoologen wünschen sich aus diesem Grunde seit längerem eine neuerliche zusammenfassende Darstellung des modernen Wissensstandes. THENIUS erfüllt uns diesen Wunsch im vorliegenden zweibändigen Werk.

Die Erforschung phylogenetischer Beziehungen der Säugetiere zu ihren Vorfahren und auch untereinander ist in zunehmendem Maße Anliegen moderner Forschungszweige und neuer Methoden geworden; aber die erstellten Diagramme über mögliche Zusammenhänge weichen häufig mehr oder weniger stark voneinander ab. Eine Überprüfung des Aussagewertes der verschiedenen angewandten Methoden ist daher sinnvoll und notwendig. Die damit verbundenen Probleme, die eine Beurteilung der stammesgeschichtlichen Abläufe erschweren, werden von THENIUS bereits in einem Beitrag in der „Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung 7 (1969) 157—179" aufgezeigt und an einigen Beispielen erläutert. Im vorliegenden Werk wird einleitend nochmals auf solche Schwierigkeiten hingewiesen. Die Möglichkeiten einzelner Forschungsgebiete, wie Haustierkunde, Vergleichende Morphologie und Anatomie, Serodiagnostik, Parasitologie, Karyologie, Ethologie, Biogeographie, Embryologie und Entwicklungsgeschichte und Paläontologie, einen Beitrag zur Klärung phylogenetischer Beziehungen zu liefern, werden beurteilt. Im Zusammenhang damit wird hervorgehoben, daß die Domestikationsforschung als eine experimentelle Arbeitsrichtung zwar ein weites Spektrum innerartlicher Ausformung der Säugetiere aufzeigen kann; sie ist aber bislang nicht in der Lage, ein Beispiel für neue Artentstehung zu liefern. Dagegen wird die Bedeutung der „klassischen Methoden" für eine Beurteilung herausgestellt. Der morphologisch-anatomische Vergleich bewertet den Grad der Änlichkeit homologer Merkmale und damit die Art der verwandtschaftlichen Beziehung der Tiere. Die Embryologie und Entwicklungsgeschichte trägt, auf dem biogenetischen Grund„gesetz" basierend, Wesentliches zur Erhellung phylogenetischer Abläufe bei, auch wenn HAECKELS „Gesetz" nicht in allen Fällen zutrifft. Die Paläontologie schließlich stellt unter allen Methoden die einzige real-historische dar, welche stammesgeschichtliches Geschehen zeitlich zu fixieren in der Lage ist. Darüber hinaus liefert sie Belegmaterial von fossilen Formen und begründet Vorstellungen von ausgestorbenen Haupt- und Nebenzweigen des Säugetierstammbaumes.

Nach solchen grundsätzlichen Klärungen von Aussagewert und Möglichkeiten der zoologischen Forschungsrichtungen geht der Autor auf den Ursprung der Säugetiere ein. Deren seit längerem bewiesene Entstehung aus synapsiden Reptilien wird durch embryologisch-anatomische Befunde und Fossilienfunde der letzten Jahre weiterhin bestätigt. Auch wenn direkte Ahnenformen immer noch unbekannt bleiben, kann daran nicht mehr gezweifelt werden. Die wichtigsten divergierenden Merkmale bei rezenten Reptilien und Säugetieren sind einander tabellarisch gegenübergestellt, und die charakteristischen Merkmalsänderungen in der frühen Säugetierentstehung werden ausführlich geschildert. Zuvor jedoch weist THENIUS darauf hin, daß in der Phylogenese der Säugetiere sehr häufig eine heterochrone Merkmalsevolution auftritt, d. h. die Evolution eines Einzelmerkmals und die stammesgeschichtliche Entwicklung der übrigen Merkmale verlaufen nicht unbedingt synchron. Akzeleration oder Retardation einzelner Merkmale sind möglich. Dieses ist am bereits klassisch gewordenen Beispiel der Equidenreihe für die Merkmale Gehirn und Gebiß erneut erläutert. Eine Beurteilung der stammesgeschichtlichen Entwicklung darf sich deshalb nicht aus der Merkmalsevolution eines einzelnen Organs allein ergeben, sondern die Klärung des Evolutionsniveaus mehrerer oder möglichst der Gesamtheit aller Merkmale und Eigenschaften ist anzustreben. STARCK betont in: „Die Evolution des Säugetiergehirns" (1962), daß Evolution nicht als absolute Wertskala anzusehen ist, sondern daß Aussagen über die Evolutionshöhe einer Art immer nur durch einen Vergleich homologer Merkmale bei mehreren Arten gemacht werden können. Der oben erwähnte Mosaikmodus phylogenetischer Abläufe gilt nicht nur für die Säugetiere, er ist auch bei den Therapsiden deutlich ausgeprägt. Verständlicherweise wird dadurch die phylogenetische Plazierung fossiler Formen stark erschwert, da in den meisten Fällen nur Skelettbruchstücke ausgestorbener Tiere gefunden werden, die nur die Prüfung weniger Merkmale gestatten.

Im weiteren werden die Therapsiden als Stammgruppe der Säugetiere vorgestellt. Sie gingen als fortschrittlichere Gruppe unter den „mammal-like reptiles" aus permischen Pelyco-

sauria hervor und haben im Trias durch eine Radiation zur Entstehung mehrerer Stämme geführt, wie Gorgonopsia, Therocephalia, Bauriomorpha, Cynodontia, Tritylodontia und Ictidosauria. Die meisten Therapsiden sind durch Funde in der Karroo-Serie Südafrikas nachgewiesen. Besonders innerhalb der beiden letztgenannten Stämme läßt sich ein „trend" zu säugetierähnlichen Formen nachweisen, indem sie nach SIMPSON und OLSON bereits 75 % der typischen Säugetiermerkmale ausgebildet haben. Diese hochentwickelten Therapsiden-Stämme weichen demnach wesentlich von den übrigen Reptilien ab, andererseits fehlen ihnen aber noch die charakteristischen Merkmale der primitivsten rezenten Säugetiere. Malleus, Incus und Stapes im Mittelohr sind noch nicht vorhanden, und auch eine Telencephalisation des Gehirns tritt noch nicht auf. Ferner fehlen ihnen eine sekundäre knöcherne Seitenwand der Schädelhöhle, eine Verschmelzung der Einzelelemente des Atlas und knöcherne Epiphysen der Extremitätenknochen. Dadurch wird die Grenzziehung zwischen beiden Klassen erschwert und eine künstliche Grenze notwendig. Im wesentlichen stehen zur Definition der Säugetiere nach SIMPSON vier Alternativen zur Verfügung. Die Frage nach monophyletischer oder polyphyletischer Abstammung der Säugetiere hängt davon ab, nach welcher Definition eine Klassifizierung vorgenommen wird. Definiert man die Säugetiere als Wirbeltiere mit einem sekundären Kiefergelenk, so sind die ursprünglich als Säugetiere eingeordneten Tritylodontia zu den Reptilien zu zählen und die Mammalia sind polyphyletisch entstanden.

In diesem Sinne stellt THENIUS nunmehr die mesozoischen Säugetiere Triconodonta, Docodonta, Multituberculata, Symmetrodonta und Eupantotheria vor und beschreibt ihre kennzeichnenden Merkmale. Die Gruppe der Multituberculata stellt dabei die längstlebige Säugetierordnung überhaupt dar, die vom oberen Jura bis zum Eozän verbreitet war. Diese fossilen Formen erinnern mit einem hochspezialisierten Gebiß entfernt an die Tritylodontia. Es hat sich aber gezeigt, daß auch hier zwischen Säugetieren und Reptilien keine direkten verwandtschaftlichen Beziehungen bestehen. Die Ähnlichkeiten sind als Konvergenzerscheinungen zu deuten.

Bevor die vermuteten phylogenetischen Zusammenhänge der verschiedenen Säugetierordnungen im einzelnen geschildert und durch vorliegende Befunde belegt werden, schlägt THENIUS in Anlehnung an KERMACK eine provisorische Großgliederung der gesamten Klasse Mammalia in zwei Unterklassen „Non-Theria" und Orthotheria vor. Diese untergliedern sich in drei Teilklassen „Prototheria" (sensu lato), Pantotheria und Theria. Dabei werden die Begriffe Metatheria und Placentalia zu Kohorten der Teilklasse Theria abgewertet.

Das gesamte Werk zeichnet sich durch eine klare Sprache und die straffe Form der Darstellung aus, wie wir sie von THENIUS kennen. Der Text ist mit zahlreichen anschaulichen Abbildungen und Zeichnungen versehen, und besonders die Stammbaum-Schemata der einzelnen Ordnungen beleben und fassen die Einzelbefunde eindrucksvoll zusammen. Diese Schemata sind gegenüber den älteren neu angelegt und infolge neuer Erkenntnisse korrigiert und erweitert. 71 Seiten Literaturverzeichnis lassen ahnen, welche Fülle von Einzelergebnissen und Theorien in diesem Buch verarbeitet sind. Der Autor selbst betrachtet sein Werk einleitend als einen „Versuch, der bestenfalls unseren derzeitigen Kenntnisstand widerspiegelt". Er verweist weiterhin auf die Schwierigkeiten, „daß einem einzelnen Autor eine kritische Beurteilung sämtlicher für die Stammesgeschichte einer Tiergruppe zu berücksichtigenden Kriterien nicht möglich ist". Aber es ist kein Versuch. Es ist das geordnete und veranschaulichte heutige Wissen über die Stammesgeschichte der Säugetiere schlechthin, und kein ernsthafter Zoologe, der sich auch nur mit einer kleinen Gruppe der Säugetiere in irgendeiner Weise wissenschaftlich auseinandersetzt, kann dieses wegweisende Werk in Zukunft unberücksichtigt lassen.

D. KRUSKA, Hannover

SCHENKEL, R.: **Mission Nashorn — Auf der Fährte des seltensten Säugetieres der Welt.** Hallwag Verlag, Stuttgart – Bern, 1971; 219 S., 24 Abb., davon 8 farbig. 26,– DM.

SCHENKEL, bekannt durch seine Studien über das Spitzmaulnashorn, unternahm in den Jahren 1967—70 mehrere Expeditionen nach West-Java, dem Reservat des Java-Nashorns. In seiner sehr lebendigen Schilderung der dortigen Flora und Fauna weist SCHENKEL in dem vorliegenden Buch gleichzeitig eindringlich darauf hin, daß für die Erhaltung bedrohter Tierarten die Schaffung von Reservaten und entsprechender Schutzgesetze nicht ausreicht. Vielmehr muß die Einhaltung der Schutzmaßnahmen durch entsprechend ausgebildete und insbesondere finanziell unabhängige Wildhüter überwacht werden. Durch Unterstützung des WWF scheint heute eine wirksame Überwachung und Kontrolle des Reservates gewährleistet und damit — hoffentlich — auch die Erhaltung des kleinen, in seiner Zusammensetzung aber gesunden Nashorn-Bestandes gesichert. Der Säugetierkundler hätte sich eine ausführlichere Darstellung der eigentlichen Forschungsergebnisse über das Java-Nashorn gewünscht. Doch das dürfte den Rahmen dieses Buches sprengen, dessen Hauptanliegen es ist, den Naturschutzgedanken populär zu machen.

J. LANGE, Stuttgart

KRUMBIEGEL, I.: Die Giraffe *(Giraffa camelopardalis).* Neue Brehm-Bücherei, Heft 428; A. Ziemsen-Verlag, Wittenberg-Lutherstadt 1971. 160 S., 99 Abb. 13,90 DM.

Unter Auswertung eigener Untersuchungen und einer umfangreichen Literatur gibt KRUMBIEGEL ein umfassendes Bild über die Giraffe. Neben einer vergleichenden Stammesgeschichte, der Anatomie, der Biologie und der Haltung von Giraffen durch den Menschen in geschichtlicher und heutiger Zeit legt KRUMBIEGEL besonderen Wert auf die Systematik. Insgesamt werden zehn, größtenteils geographisch nicht getrennte Unterarten beschrieben, eine davon neu, *G. c. renatae* aus dem Nigerbogen. Bei der Abgrenzung der Unterarten liegt in Ermangelung anderer geeigneter Merkmale das Hauptgewicht auf der Fellzeichnung, die jedoch auch individuell recht variabel ist. Eindeutig sind jedoch die Nordgiraffen von den südlichen Formen abzutrennen. Hier bildet der Tana-Fluß die geographische Grenze.

Für die Bestimmung der einzelnen Unterarten ist neben dem Bestimmungsschlüssel und den Verbreitungskarten vor allem das umfangreiche Bildmaterial sehr hilfreich. J. LANGE, Stuttgart

HANKE, W.: **Hormone.** Sammlung Göschen 1141/1141a. 3. Aufl., 207 pp., 38 Abb., 10 Tab. Walter de Gruyter, Berlin 1969. 5,90 DM.

Der Inhalt dieses Bandes ist viel allgemeiner als man unter dem Titel „Hormone" zunächst vermuten würde. Das Buch gibt einen Überblick über die allgemeine und vergleichende Endokrinologie. Der Schwerpunkt liegt auf der biologischen Betrachtungsweise. Das wird deutlich an den Angaben über pflanzliche Hormone, den zahlreichen Hinweisen auf die Evolution von Hormonsystemen und an der ausführlichen Darstellung der vergleichenden Anatomie und Histologie der hormonbildenden Organe bei Wirbellosen und Wirbeltieren.

Mit diesem Band steht den Biologiestudenten ein preiswertes gut verständliches Lehrbuch zur Verfügung, das bisher in deutscher Sprache fehlte. K. WÄCHTLER, Hannover

BIBIKOW, D. I.: **Die Murmeltiere (Gattung *Marmota*).** Die Neue Brehm-Bücherei, Heft 388. 168 S., 48 Abb. 11 Tab. Ziemsen-Verlag, Wittenberg-Lutherstadt 1968. 12,— DM.

Der eigens für die Brehm-Bücherei von kompetenter Hand geschriebene Beitrag über Murmeltiere schließt eine Lücke im deutschsprachigen Schrifttum über Nagetiere. In einer umfassenden Darstellung werden Systematik und Verbreitung, Lebensweise und Lebensraum, Winterschlaf und Ernährung, Verhalten und Wanderungen, Fortpflanzung und Mortalität, Dichteschwankungen und Jugendentwicklung, Feinde, Parasiten und Krankheiten und die Bedeutung für den Menschen abgehandelt. 257 Literaturzitate lassen ahnen, welche Fülle an Stoff hier verarbeitet wurde. Aus verständlichen Gründen basieren die meisten Angaben über die Biologie auf jenen Arten, deren Verbreitungsgebiete auf dem Territorium der UdSSR liegen. Aber auch die Ergebnisse von Untersuchungen an nordamerikanischen Formen und dem Alpenmurmeltier werden berücksichtigt. In erfreulichem Umfange sind Tabellen und grafische Darstellungen in den Text eingestreut, was rasche Information erleichtert. Eine Reihe fotografischer Aufnahmen ermöglicht dem Leser, sich eine Vorstellung von den Lebensräumen einer Nagetiergruppe zu machen, deren wirtschaftliche Bedeutung im asiatisch-osteuropäischen Raum beträchtlich ist. Der aus dem Russischen von G. GREMPE übersetzte Text ist flüssig geschrieben. Dem Ziemsen-Verlag ist es gelungen, mit dem vorliegenden Beitrag die Reihe der kleinen Säugetiermonographien um ein wertvolles Büchlein zu erweitern. Es wird dem Lernenden wie auch dem Lehrenden der Zoologie von großem Nutzen sein. Sein besonderer Wert besteht darin, daß auf diesem Wege die für mitteleuropäische Forscher schwer zugängliche russische Literatur einem größeren Leserkreis erschlossen wird. Eine entsprechende Bedeutung kam auch dem Beitrag über die Zwerghamster von FLINT (Brehm-Heft 366) zu. H. REICHSTEIN, Kiel

ALTMANN, D.: **Harnen und Koten bei Säugetieren.** Die Neue Brehm-Bücherei, 404. 104 S., 50 Abb. A. Ziemsen-Verlag, Wittenberg-Lutherstadt 1969. 9,— DM.

Zur Klärung ethologischer und entwicklungsgeschichtlicher Fragen können auch vergleichende Untersuchungen von Miktion und Defäkation herangezogen werden. Trotz zahlloser Kenntnislücken versucht A. einen groben Umriß dieses Funktionskreises zu geben, um damit weitere Untersuchungen anzuregen. Die Verf. stellt an Hand eigener Aufzeichnungen und einem umfangreichen Literaturstudium bisher Bekanntes des Harn- und Kotverhaltens bei Säugetieren zusammen. Dabei beschränkt sie sich ausschließlich auf Beobachtungen an Zootieren. Dementsprechend liegt das Schwergewicht der angeführten Arten bei den Artiodactyla und den Carnivora. Die Beschreibung des Funktionskreises wird nach dem von TEMBROCK vorgeschlagenen Schema in Grundkoordinationen, Rahmenkoordinationen, Appetenzverhalten und Folgehandlungen abgehandelt und durch zahlreiche Zeichnungen ansprechend illustriert.

R. LÖHMER, Hannover

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

36. BAND · HEFT 6

Dezember 1971





VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

STARCK, D., und SCHNEIDER, R.: Zur Kenntnis insbesondere der Hautdrüsen von *Pelea capreolus* (Forster 1790) (Artiodactyla, Bovidae, Antilopinae, Peleini). — On the glands of the skin of *Pelea capreolus* (Artiodactyla, Bovidae Antilopinae, Peleini) 321
RICHTER, J.: Untersuchungen an Antorbitaldrüsen von Madoqua (Bovidae, Mammalia). On the antorbital glands of Madoqua (Bovidae, Mammalia) 334
SHACKLETON, D. M., and HUTTON, D. A.: An Analysis of the Mechanisms of Brooming of Mountein Sheep Horns 342
FLEISCHER, G.: Über Schwingungsmessungen am Skelett des Mittelohres von *Halicore* (Sirenia). — On vibration measurements of the skeleton of the middle-ear in *Hallicore* (Sirenia) 350
SCHMIDT, U., GREENHALL, A. M., und L.-FORMENT, W.: Ökologische Untersuchungen der Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)* im Staate Puebla, Mexiko. — An ecological study of the vampire bat *(Desmodus rotundus)* in the state of Puebla, Mexico 360
SPITZENBERGER, F.: Zur Systematik und Tiergeographie von *Microtus (Chionomys) nivalis* und *Microtus (Chionomys) gud* (Microtinae, Mamm.) in S-Anatolien. — Systematics and zoogeography of the Snow-Voles *Microtus (Chionomys) nivalis* and *gud* (Microtinae, Mamm.) in South Anatolia 370
SCHMITT, J.: Hämoglobin-Varianten bei verschiedenen Caprini Simpson, 1945. — Hemoglobins of some Caprini Simpson, 1945 380
Schriftenschau 383

Dieses Heft enthält eine Beilage des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassungen in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Herren Herausgeber oder direkt an den Schriftleiter: Prof. Dr. Manfred Röhrs, Zoologisches Institut der Tierärztl. Hochschule, Hannover, Bischofsholer Damm 15.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in wenigen Zeilen anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen der Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Gesamtvertrages vom 15. 7. 1970 zu behandeln.

Sonderdrucke: An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 108,— DM zuzügl. amtl. Postgebühr. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 20,— DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.
Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde 36 (1971), H. 6, S. 321—384

Zur Kenntnis insbesondere der Hautdrüsen von *Pelea capreolus* (Forster 1790) (Artiodactyla, Bovidae, Antilopinae, Peleini)

Von Dietrich Starck und Rolf Schneider[1,2]

Aus der Dr. Senckenbergischen Anatomie der Universität Frankfurt am Main

Eingang des Ms. 29. 9. 1971

Pelea capreolus (Forster 1790), die Rehantilope, der Rhebuck der Buren, gehört neben dem ausgestorbenen Blaubock, dem Buntbock, dem Bleßbock, dem Springbock und dem Weißschwanzgnu zu den endemischen Antilopen des südlichen Afrika. Im Gegensatz zu den meisten der genannten Arten hat sich *Pelea* aber bis heute auch in freier Wildbahn recht gut gehalten und gilt nach Sclater und Thomas (1894–1900) wie auch nach Shortridge (1934) als gut anpassungsfähig an die Bedingungen landwirtschaftlich genutzter Gebiete. Gewiß sind die Bestandzahlen nicht sehr hoch, doch dürften sie auch vor der landwirtschaftlichen Kultivierung nie sehr bedeutend gewesen sein. Da *Pelea* recht versteckt lebt und jagdlich kaum genutzt wird, liegen nur einige Zahlenangaben vor. Nach dem Bericht des Department of Nature Conservation für die Jahre 1966/67 beträgt zur Zeit der Bestand auf der Kaphalbinsel 50 Tiere; im Madeira Game Park bei Queenstown stehen 90 und im Salmonsdam Nature Reserve bei Caledon 6 Exemplare.

Die Rehantilope gehört zu den weniger bekannten kleinen Boviden, da sie in den zoologischen Gärten wegen ihres verhältnismäßig geringen Schauwertes nur selten gezeigt wird. Im Zoo von Pretoria/RSA dagegen wurde sie gezüchtet. Das Material in den Museen ist spärlich, und die stammesgeschichtliche und systematische Stellung von *Pelea* sind unklar.

Von vielen Autoren wird *Pelea* wie auch von Simpson (1945) an die Reduncini angeschlossen.

Roberts (1951), Haltenorth (1963) und Walker (1964) räumen ihr dagegen eine Sonderstellung ein. So stellt Haltenorth *Pelea* als einziges Genus in die Tribus Peleini (Unterfam. Antilopinae der Fam. Bovidae) und läßt sie auf die Reduncini *(Kobus, Redunca)* folgen. Walker hebt hervor, daß die Rehantilope keine näheren Beziehungen zu irgendeiner anderen Antilopengattung besäße. Oboussier (1971) hat auf Grund von Untersuchungen des Schädels, der Skeletproportionen sowie des Gehirnes die Sonderstellung von *Pelea* mit Recht erneut betont und neigt eher dazu, eine Beziehung zu den Gazellinae und nicht zu den Reduncini anzunehmen. Die Verfasser hatten die Möglichkeit, einen ausgewachsenen Bock von *Pelea capreolus* zu untersuchen, der am 19. September 1966 mittags auf der Wild Life Farm „De Hoop" südöstlich von Bredasdorp, C. P., in Nähe des Nadelkaps geschossen wurde.

Liebenswürdigerweise überließ uns Frau Prof. H. Oboussier außerdem das Präparat des Genitales eines weiteren *Pelea*-Bockes, den sie bei Giants Castle in den Drakensbergen, Natal, am 1. Mai 1967 gesammelt hatte, wofür ihr auch hier herzlichst gedankt sei.

[1] Ergebnisse einer im Jahre 1966 mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft in Ost- und Südafrika durchgeführten Forschungsreise.

[2] Herrn Prof. Dr. H. Dathe, Berlin-Friedrichsfelde, zum 60. Geburtstag gewidmet.

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 321—333

Maße der beiden erwachsenen männlichen Tiere

Fundort	Brutto-Körpergewicht g	Kopf-Rumpflge. mm	Schwanzlge. mm	Ohrlge. mm
1. De Hoop Nr. 191	21 000	1030	140	154
2. Giants Castle Nr. 236	24 000	1150	150	200

Fundort	Brutto-Körpergewicht g	Hinterfußlge. mm	Schulterhöhe mm	Brustumfang mm
1. De Hoop Nr. 191	21 000	337	—	—
2. Giants Castle Nr. 236	24 000	360	730	650

ROBERTS gibt nur Schädelmaße eines Individuums an.

Die Art ist durch ihren langen Hals und das weiche wollige Fell gekennzeichnet (Abb. 1). Der Nasenspiegel ist verdickt und drüsenreich. Antorbital- und Inguinaldrüsen fehlen, während Interdigitaldrüsen ausgebildet sind. Die Ohren sind lang und schmal. Die Färbung an Kopf und Rumpf ist mausgrau, an den Extremitäten und auch etwas am Kopf mit gelb-braun gemischt. Das Fell ist an der Bauchseite stark



Abb. 1. Pelea capreolus, männlich, „De Hoop", südl. Kapprov., 19. IX. 1966. Beachte die Pigmentierung der Bindehäute und der breiten Schnauze. Die Abbildungen 2—9 stammen vom gleichen Individuum

aufgehellt. Der kurze Schwanz ist an der Spitze und auf der Unterseite weiß (Signaleffekt).

Bei dem frischtoten Tier erwiesen sich alle sichtbaren Schleimhäute außerordentlich dunkel pigmentiert. Dies gilt insbesondere für die Haut des Nasenspiegels, die Conjunctiven, die vordere Hälfte der Zunge (Abb. 2) und die vordere Hälfte des harten Gaumens.

Aus dem Praeputium entleerte sich reichlich schwarze Flüssigkeit (Harn mit Drüsensekret vermischt) von penetrantem Geruch. Bei genauerer Inspektion zeigte sich, daß der Praeputialsack reichlich tiefschwarzes Sekret von pastenartiger Konsistenz enthielt und mit einer dicken Schicht pechschwarzer Drüsen ausgekleidet war. Auch die Pars intrapraeputialis des Penis war tiefschwarz gefärbt (Abb. 3).



Abb. 2. Zunge von *Pelea,* starke Pigmentierung der vorderen Hälfte

Penis und Praeputialsack wurden in Formol (10 %) fixiert und später mikroskopisch untersucht, dabei wurden stets an ungefärbten und ungebleichten Schnitten die pigmentierten Gewebspartien mit entsprechenden Stellen in gebleichten und gefärbten Präparaten verglichen. Die Bleichung erfolgte im Schnitt mit 1 % Wasserstoffperoxyd und mußte bis zu drei Tagen durchgeführt werden. Die Färbung der gebleichten Schnitte erfolgte mit Haematoxylin nach WEIGERT-EOSIN; Resorcinfuchsin; Resorcinfuchsin-van-Gieson, Azan und nach GOLDNER. Außerdem erfolgte die Darstellung der argyrophilen Fasern nach GÖMÖRI. Das Material war zu diesem Zwecke in Paraffin eingebettet und 15 μ dick geschnitten worden. An Gefrierschnitten verschiedener Dicke wurden Fettdarstellung mit Haematoxylin-Sudan III durchgeführt.

Befunde

1. Praeputialsack

Der Praeputialsack wird von einem mehrschichtigen, unverhornten Plattenepithel ausgekleidet, dessen Zellen bis in die oberste Lage stark pigmentiert sind (Abb. 3 und 4a). In das Epithel strahlen zahlreiche, aber relativ kurze Bindegewebspapillen ein, in denen

Abb. 3. Pars intrapraeputialis des Penis (Glans) von *Pelea.* Praeputium zurückgestreift. Am Schnittrand des Praeputiums wölben sich die stark pigmentierten Praeputialdrüsen vor

meist stark gefüllte Blutgefäße auffallen (Abb. 5a). Die Zellen des Epithels sind wie die der Drüsen stark pigmentiert, so daß erst nach mehrtägigem Bleichen genauere histologische Befunde erhoben werden konnten. Im Hinblick auf das Verhalten des Pigments gegenüber Wasserstoffperoxyd dürfte es sich dabei um Melanin handeln.



a b

Abb. 4. Schnitt durch das Praeputium mit der mächtigen Drüsenschicht — a. Schwache Vergrößerung: ungefärbt und ungebleicht, b. Färbung: Haematoxylin-Eosin nach vorausgehender Bleichung in 1 % H_2O_2

Am ungebleichten Präparat ist der Pigmentgehalt selbst im Schnitt noch so groß, daß die Kerne wie ausgestanzte helle Flecken innerhalb der Zellen erscheinen (Abb. 6a und b).

Alle Zellen des Epithels und der Drüsen enthalten Lipoide, die mit Sudan III anfärbbar sind. Im Hinblick auf die Verteilung der Lipoide besteht jedoch im Epithel eine Zweischichtung. Im basalen Abschnitt, der etwa 3/4 der Höhe des Praeputialepithels ausmacht, sind die Lipoide in Form feiner Tropfen oder Granula über die ganze Zelle verteilt.

Die Zellen des oberflächennahen Viertels zeigen dagegen kein einheitliches Verhalten. Im Grenzgebiet zu dem erwähnten basalen Epithelabschnitt weisen die Epithel-

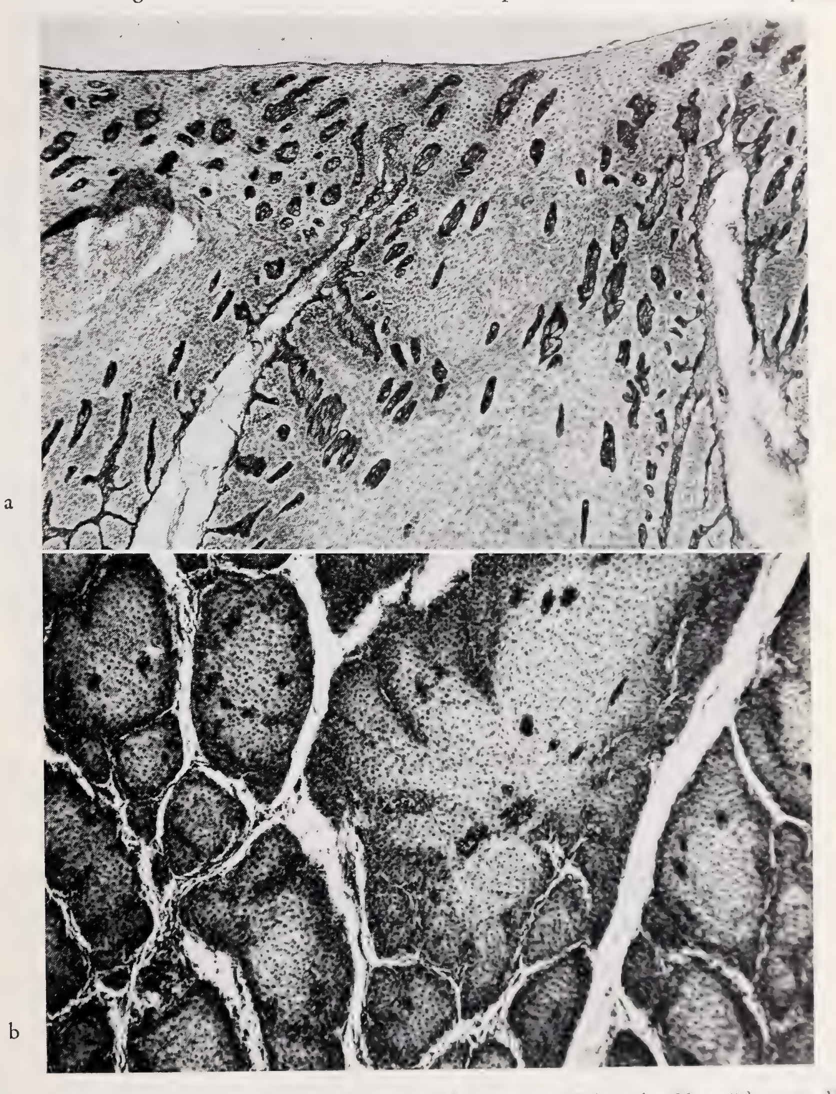


Abb. 5. Ausschnitte aus der Praeputialdrüse, gebleicht — a. Schwache Vergrößerung: Versilberung nach Gömöri, Darstellung der argyrophilen Fasern, Ausschnitt dicht unter der Epitheloberfläche, b. Stärkere Vergrößerung: Ausschnitt aus dem basalen Teil der Drüse, Läppchenbildung, Matrixzone und zentrale Sekretionszone. Färbung: Goldner

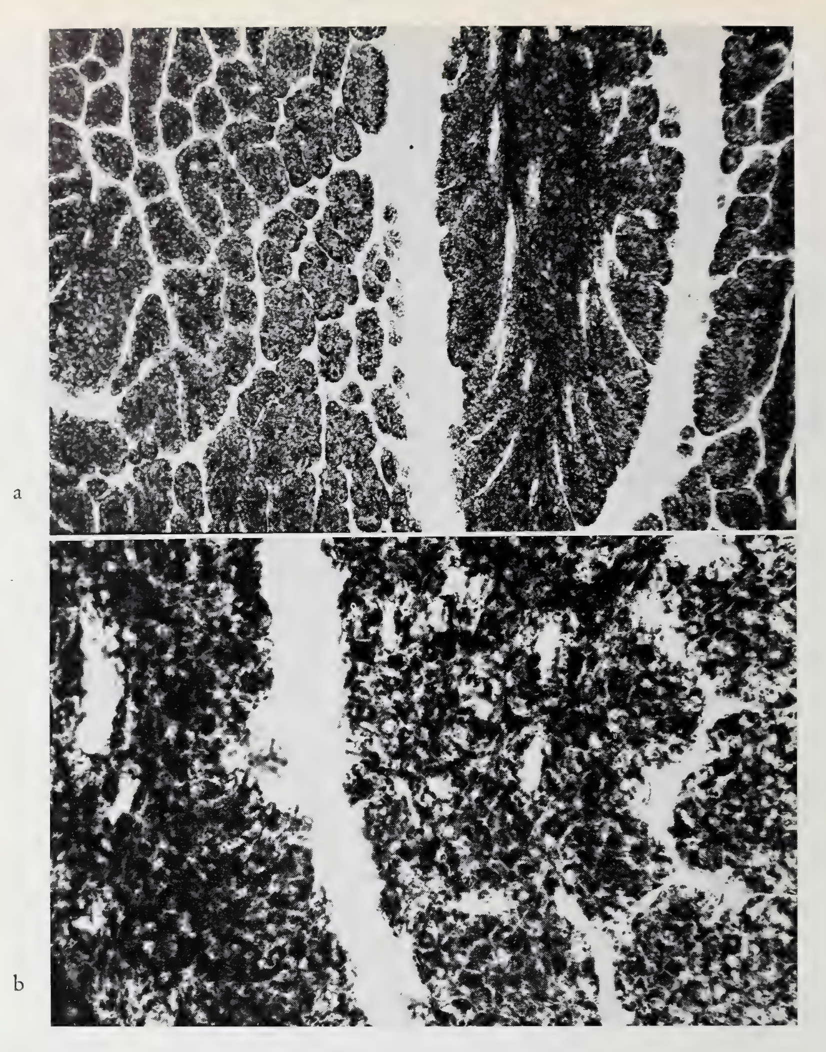


Abb. 6. Praeputialdrüse, ungebleichte und ungefärbte Schnitte — a. Läppchenstruktur bei schwacher Vergrößerung, b. Bei stärkerer Vergrößerung: Ausschnitt aus einem Läppchen. Die Kernareale erscheinen als helle Flecken

zellen die stärkste Lipoideinlagerung innerhalb des Epithels überhaupt auf. Während hier die Lipoide im Plasma in Form kleinster Tröpfchen verteilt sind, fließen sie gegen die Oberfläche des Epithels zu immer gröberen Fetttropfen zusammen, die dann die Epithelzellen stark vakuolisiert erscheinen lassen.

Die Höhe des Lagers der Praeputialdrüsen beträgt am frischen Präparat gemessen von der Oberfläche bis zum Drüsengrund 6–7 mm. Die Drüsenpakete sind im subepithelialen Bindegewebe eng gepackt und gegeneinander nur durch wenig lockeres Bindegewebe getrennt (Abb. 4). Die Drüsenpakete werden durch schmale Bindegewebssepten in Läppchen unterteilt, in deren Randpartien zahlreiche Bindegewebspapillen tief einstrahlen, so daß der Rand der Läppchen nochmals besonders gegliedert wird, wie es auf Flachschnitten durch Drüsenläppchen besonders deutlich zu erkennen ist (Abb. 5b).

Das Bindegewebe enthält nur verhältnismäßig wenig feine kollagene und dicht gelagerte argyrophile Fasern, die die Basalmembran aufbauen (Abb. 5a), während elastische Elemente hier nur spärlich angetroffen werden. Die sehr zahlreichen Bindegewebszellen haben größtenteils epitheloides Aussehen und sind oft strangartig hintereinander angeordnet (Abb. 7b und c).

Bei den geschilderten Drüsen handelt es sich um polyptyche Drüsen („pseudoalveolaere Drüsen") mit holokriner Sekretion. An gebleichten und gefärbten Präpa-

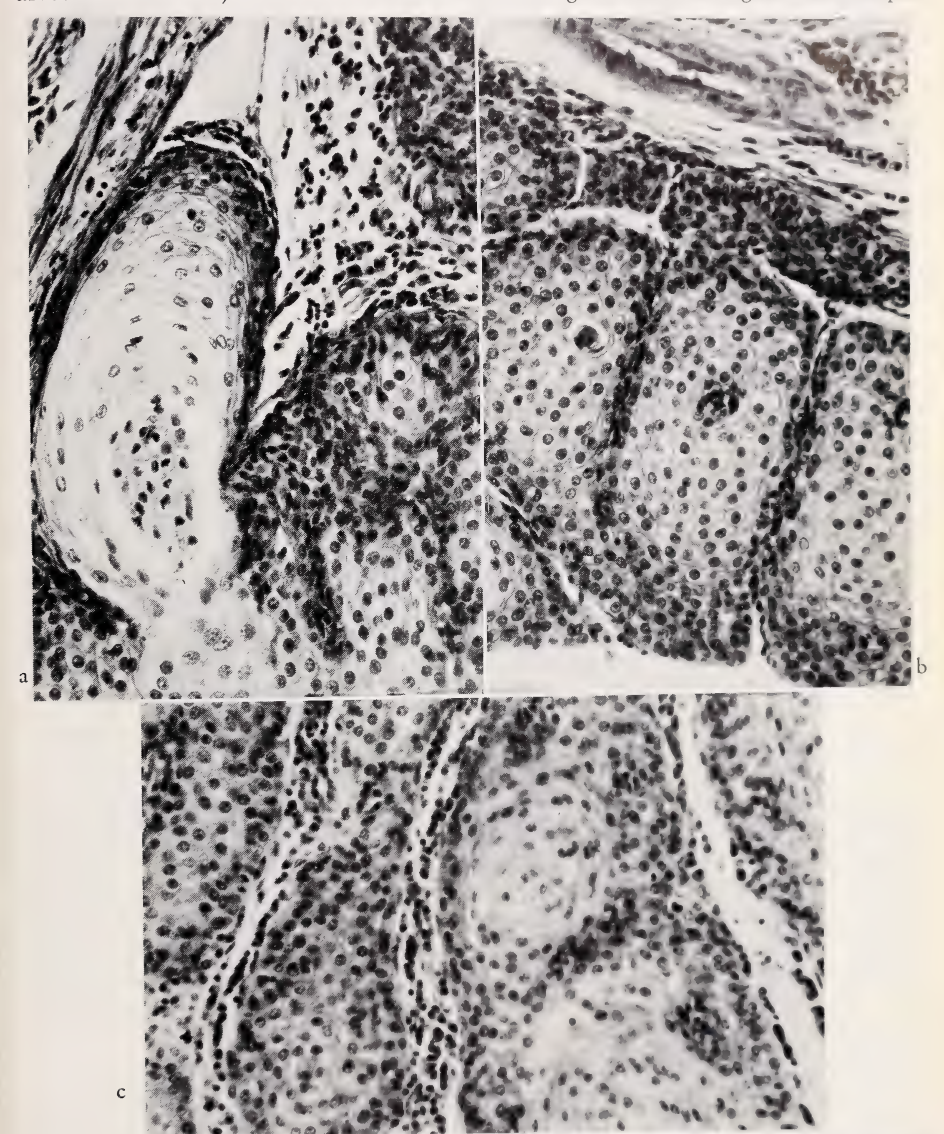


Abb. 7. Ausschnitte aus der Praeputialdrüse bei stärkerer Vergrößerung, gebleicht, Färbung: Goldner — a. Längsschnitt mit zentraler Zerfallszone, holokrine Sekretion, b. Flachschnitt mit konzentrischer Schichtung der Zellen im Zentrum und Kernpyknosen, c. Flachschnitt, rechts konzentrische Schichtung im Zentrum, epitheloide Umwandlung der Bindegewebszellen im interlobulären Bindegewebe

raten erkennt man deutlich, daß die Zellen vom Rande her ergänzt werden, daß sie sich zum Zentrum hin vergrößern und sich mit den gebräuchlichen Plasmafarbstoffen nur noch schwächer anfärben lassen. Die im Zentrum der Drüsenläppchen liegenden Zellen sind gelegentlich stark vakuolisiert. Ohne Schwierigkeiten läßt sich also eine periphere Matrixzone von der zentralen Sekretionszone eines Läppchens unterscheiden (Abb. 5b).

Innerhalb der zentralen Bezirke der Drüsenläppchen erkennt man öfters kleinere Areale, die durch eine konzentrische Schichtung ihrer Zellen auffallen. Hier finden sich neben Zellen mit pyknotischen Kernen auffallend große Zellen, die sich nur schwach anfärben lassen (Abb. 7b und c).

Der zentrale Drüsenteil – also die Sekretionszone – reicht bis an die Oberfläche des Praeputialepithels heran. Hier werden dann die stark vakuolisierten „zerfallenden" Drüsenzellen in den Praeputialsack abgegeben.

Auch alle Drüsenzellen enthalten Lipoide, die jedoch in den Zellen der Randzone (Matrix) am spärlichsten eingelagert sind. Mit zunehmender Entfernung von der Basalmembran – also nach dem Zentrum des Drüsenläppchens, der Sekretionszone, zu – nimmt der Reichtum an Lipoiden in den Zellen zu. Aber auch hier ist die Lipoideinlagerung nur in Form feinster Tröpfchen zu beobachten. Erst gegen die Epitheloberfläche zu vergröbern sich die Fetttröpfchen und verursachen die hier zu beobachtende Vakuolisierung der Zellen.

Alle Drüsenzellen sind stark pigmentiert (Abb. 6a und b), wie es oben schon für die Zellen des Oberflächenepithels des Praeputialsackes beschrieben wurde. Die zentralen Bezirke der Drüsenläppchen enthalten noch mehr Pigment als die Randzonen. Aber selbst hier ist der Pigmentreichtum so groß, daß am ungebleichten Präparat alle Einzelheiten der Zellstruktur verdeckt werden und nur die Kernareale als weiße Flecken ausgespart erscheinen (Abb. 6a und b). Im Bereich der zentralen Sekretionszone, die gegen die Epitheloberfläche zu die Funktion eines Ausführganges übernimmt, findet sich reichlich strukturloses, schwarzes Sekret. Bisher konnten von uns im Gegensatz zu den Antorbitaldrüsen von *Rynchotragus* und *Madoqua* (Richter 1971) mit Sicherheit keine Melanophoren im Bindegewebe nachgewiesen werden, womit keineswegs ausgeschlossen werden soll, daß der Modus der Pigmentbildung in der Praeputialdrüse von *Pelea* nicht der gleiche sein kann wie in anderen Pigmentorganen.

2. Glans penis (Pars intrapraeputialis penis)

Die gesamte Glans penis ist schwarz pigmentiert. Der Feinbau des ausstülpbaren Penisabschnittes wurde an Querschnitten untersucht (Abb. 8a und b). Die Oberfläche des Organs wird von einem hohen, mehrschichtigen, unverhornten Plattenepithel überkleidet, dessen Zellen so stark pigmentiert sind, daß das Epithel am ungebleichten und ungefärbten Schnitt tief schwarz erscheint. Die Pigmentierung bleibt aber ausschließlich auf das Oberflächenepithel der Pars praeputialis penis beschränkt, denn das subepitheliale Bindegewebe wie auch das Epithel der Urethra sind absolut pigmentfrei (Abb. 8a und b).

Der Penis von *Pelea* gehört im Hinblick auf seinen inneren Aufbau zum fibroelastischen Typ nach Slijper (1938).

Die Pigmentierung der basalen Epithelschichten ist außerordentlich gleichmäßig. In den oberflächennahen Schichten des Epithels ist das Pigment dagegen ungleichmäßig eingelagert, denn hier wechseln stark pigmentierte Partien mit weniger pigmentierten fast regelmäßig ab (Abb. 9a). Die schwächer pigmentierten Zellen erweisen sich am gebleichten Präparat als stark vakuolisiert.

Dicht unter dem Epithel liegt eine lockere Bindegewebsschicht, in der auch größere Gefäße und Nerven verlaufen (Abb. 8a und b). Von hier aus ziehen außerordentlich

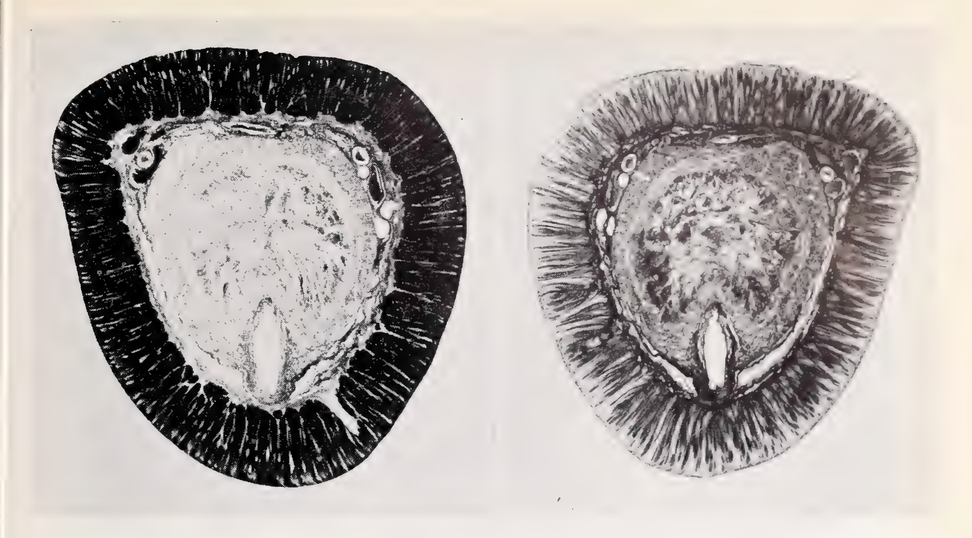


Abb. 8. Querschnitt durch die Pars intrapraeputialis penis von *Pelea* — a. Ungefärbt und ungebleicht, b. Gebleicht, Färbung: Haematoxylin-Eosin

hohe, sehr schmale Bindegewebspapillen, die dicht nebeneinander liegen, in das Epithel, wo sie erst kurz unter der Epitheloberfläche enden (Abb. 8 und 9). Auch hier sind die Bindegewebszellen ähnlich wie in den Septen der Praeputialdrüsenläppchen epitheloid umgewandelt (Abb. 9b). Die Zellen in den schwächer pigmentierten Abschnitten der oberflächennahen Epithelzone enthalten große Vakuolen. Hier finden sich auch zahlreiche Zellen mit pyknotischen Kernen. Schließlich sind die 5 bis 6 obersten Zellagen größtenteils kernlos. Diese umgewandelten, abgestorbenen Zellen werden aus dem Epithelverband abgestoßen und mischen sich im Praeputialsack mit dem Sekret der Praeputialdrüsen.

Dieser am Epithel der Pars intrapraeputialis penis von *Pelea* erhobene Befund ähnelt außerordentlich der Situation wie sie in den „zentralen Zerfallszonen" der Praeputialdrüsenläppchen gefunden wurde, denn auch dort traten häufig pyknotische Kerne auf und die Zellen waren stark vakuolisiert und lipoidhaltig. Während es am Praeputialsack zur Ausbildung subepithelialer Drüsen mit „zentralem Hohlraum = zentraler Zerfallszone" kommt, bleiben im Gebiet der Pars intrapraeputialis penis die sekretbildenden Zellen auf das Oberflächenepithel beschränkt, die im Sinne einer holokrinen Sekretion zu Sekret umgewandelt und an die freie Oberfläche abgegeben werden. Demnach liegt also im Gebiet der Pars intrapraeputialis penis eine pigmentierte, holokrine Flächendrüse vor, wie sie unseres Wissens in dieser Ausbildung bisher nicht bekannt war. Diesem Befund kommt daher nicht nur in biologischer, sondern auch in morphologischer Hinsicht besondere Bedeutung zu.

Diskussion und Vergleich

Pigmentierte und pigmentabsondernde Hautdrüsen sind bei Säugetieren nicht ganz selten. Im Jahre 1917 beschrieb von Schumacher am Schnauzenrücken des Schneehasen dicht hinter der Nasenspitze eine „Pigmentdrüse", die aus einem Bezirk verdickter Epidermis besteht, von der halbkugelige und zapfenförmige Fortsätze in die Tiefe gehen. Im ganzen ähnelt das Gebilde einer Talgdrüse. Es ist stecknadelkopfgroß

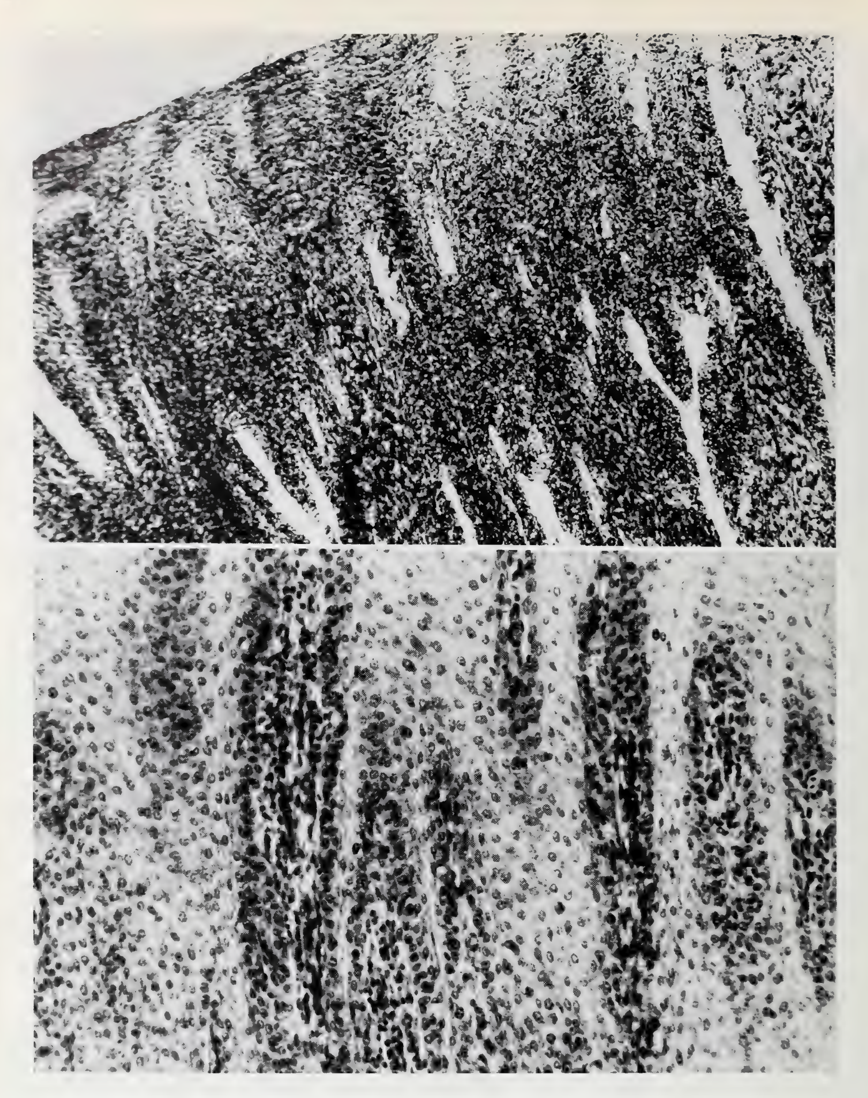


Abb. 9. Epithel der Pars intrapraeputialis des Penis von *Pelea* — a. Ungefärbt und ungebleicht, b. Gebleicht, Färbung: GOLDNER. Beachte die schmalen Bindegewebspapillen zwischen den Epithelzapfen

und stark pigmentiert. In einer grubenförmigen, in der Mitte des Gebildes gelegenen Vertiefung finden sich pigmentierte Zellschuppen und ausgestoßene freie Pigmentklümpchen. VON SCHUMACHER vermutete, daß hier auch ein flüssiges Sekret gebildet würde, da häufig flüssigkeitsgefüllte Cysten auftraten. Das Organ wird bei beiden Geschlechtern gefunden. Ihm wird eine Funktion bei der Territoriumsmarkierung zugeschrieben. Nicht pigmentierte Epithelzapfen an gleicher Stelle – also Homologa des Schnauzenorgans – wurden bei anderen Lagomorpha *(Oryctolagus)* gefunden.

Pigmentierte Drüsen kommen im Antorbitalorgan einiger Antilopen *(Madoqua, Rhynchotragus, Cephalophus)* vor. Bei diesen Arten handelt es sich aber um einen völlig anderen Drüsentyp (hepatoide Drüsen von großer Formenmannigfaltigkeit)

als bei *Pelea*. In diesen Drüsen wurden echte Melanophoren (RICHTER 1971) nachgewiesen.

SCHAFFER (1940) berichtet über Pigment in den Schlauchdrüsen des Perinealorgans der Equiden.

Stark pigmentiert sind die Zellen des Ausführungsganges der Kehldrüse von *Saccopteryx* (STARCK 1958). Schließlich sei auf die eigenartige Absonderung eines schwarzen Pigments in den Furchen des Scrotalorgans bei *Cebuella pygmaea* (STARCK 1969) hingewiesen, wo zweifellos auch eine holokrine Sekretion vorliegt, aber im Bindegewebe sich regelmäßig Melanophoren angehäuft finden, dort, wo im Epithel Sekret gebildet wird.

Zur Deutung der Befunde an *Pelea* wäre es notwendig, über das Verhalten dieser Antilope besser informiert zu sein. Leider fehlen hier aber Beobachtungen nahezu vollständig. Bisher wissen wir noch nicht einmal, ob auch beim weiblichen Tier Pigmentorgane vorkommen. Nach den Angaben im Schrifttum lebt *Pelea* in kleinen Familienverbänden von 5 bis 6 Tieren oder in kleinen Herden von 15 bis 20 Exemplaren (SHORTRIDGE 1934). Nach WALKER (1964) sollen sie sich gelegentlich in Gruppen bis zu 30 Tieren zusammenfinden.

Wir haben *Pelea* nur einmal in freier Wildbahn auf der Farm „De Hoop" im südlichen Kapland beobachten können. Es handelte sich dabei um zwei Tiere, die in einer Springbockherde standen und sehr schnell mit dieser flüchtig wurden. Bei der Flucht richten die Tiere den Schwanz auf, so daß dessen weiße Unterseite sichtbar wird, ein Verhalten, daß zu der Bezeichnung „Rhebuck" Anlaß gegeben haben dürfte.

Die Angaben über Verbreitung (siehe Verbreitungskarte bei OBOUSSIER 1970) und Biotop bedürfen einiger Berichtigungen. HALTENORTH (1956, 1963) gibt an, daß *Pelea* im südwestlichen Kapland fehlen soll. Sie kommt aber im ganzen Süden und Südwesten des Landes sicher vor. Im Westen reicht das Verbreitungsgebiet bis zum Olifants-River, der das Verbreitungsareal auch nach Norden begrenzt. In Südwestafrika scheint die Art den Oranje-River nicht zu überschreiten. In Wüstengebieten und in der Trockensteppe (Südwestafrika, Kalahari) fehlt sie. Nach SCLATER und THOMAS (1894—1900) ist *Pelea* in Groß-Namaqaland selten, südlich des Oranje-River wurde sie von Kenhardt in Klein-Namaqaland nachgewiesen (SHORTRIDGE 1934).

Das Hauptverbreitungsgebiet von *Pelea capreolus* liegt jedenfalls im südlichen Kapland und reicht etwa vom Olifants-River im Westen bis Swazi-Land im Osten. Fundorte aus Transvaal und dem östlichen Betschuana-Land (Botswana) sind bekannt.

Im Norden überschreitet das Verbreitungsgebiet keinesfalls den Limpopo bzw. den Wendekreis des Steinbocks. Im großen und ganzen folgt also das Verbreitungsgebiet der Gebirgskette (Kapgebirge bis Drakensberge), erstreckt sich aber auch in das vorgelagerte Tiefland und in das Hinterland (Cape Middleveld und Highveld), während das Kalaharibecken ausgespart bleibt.

Pflanzengeographisch entspricht dieses Areal dem Bezirk der südlichen, mediterranen Kapflora, der Zone der Hochweiden und der Strauchsteppe.

Die im Schrifttum verbreitete Angabe, daß *Pelea* vorwiegend im Bergland lebe, bedarf einiger Einschränkungen. Wir fanden sie in unmittelbarer Küstennähe, dicht hinter den Dünen. Sie dürfte auch an anderen Orten im küstennahen Flachland stehen.

Über die biologische Bedeutung der Pigmentdrüsen läßt sich nur wenig Sicheres sagen. Möglicherweise ist das Pigment eine gruppentypische Bildung, die als Nebenprodukt eines olfaktorisch wirksamen Sekretes ohne Bedeutung bleibt. Andererseits spricht einiges dafür, daß die durch den pigmenthaltigen Urin im Gelände gesetzten schwarzen Flecken eine Bedeutung als Markierung haben (OBOUSSIER 1970). Die Kombination von optischen mit olfaktorischen Markierungsmitteln ist zwar bei Säugetieren nicht häufig, wir verweisen aber in diesem Zusammenhang auf die Beobachtungen an *Cebuella* (STARCK 1969). Auf die Bedeutung des Harnzeremoniells im Sozialverhalten

und auf die Rolle des Harnens als Markierungsmittel bei Gazellen hat WALTHER (1968) hingewiesen.

In diesem Zusammenhang wäre es von großem Interesse, mehr über das Vorkommen und den Bau von Praeputial- und Perigenitaldrüsen bei anderen Antilopen zu wissen. Nach PALLAS (1777) finden sich bei *Gazella gutturosa* und *Sāiga* Drüsenbeutel, die vor der Praeputialöffnung münden und den Moschusbeuteln der Moschustiere ähneln sollen. Bei *Gazella rufina* besitzt der innere Abschnitt der Vorhaut eine Drüsenschicht (LÖNNBERG 1903). POCOCK (1916) beschreibt bei *Nototragus melanotus* Praeputialdrüsen, die lange Säcke bilden, die dem Penis auf der Dorsalseite anliegen und am Orificium praeputii münden. Sie sollen ein dunkelgrünes, wachsartiges, stark riechendes Sekret enthalten. ANSELL (1964) beschrieb jüngst Vorhautdrüsen beim Klippspringer *(Oreotragus)* und beim Steinböckchen *(Raphiceros sharpei* THOMAS). Bei beiden Arten handelt es sich um abgegrenzte Drüsensäcke, die vor dem Praeputium liegen und mit eigenem Gang ausmünden. Der Abstand zwischen Praeputialöffnung und Drüsenmündung beträgt bei *Oreotragus* 22 mm und bei *Raphiceros* 9—10 mm. Der Drüsenausführgang ist beim Klippspringer mit 5 mm deutlich kürzer als bei *Raphiceros,* wo er 8—9 mm lang wird. Das Sekret der Vorhautdrüsen von *Oreotragus* ist wachsartig und ingwerfarben und hat einen moschusartigen, nicht sehr penetranten Geruch. Leider fehlen Angaben über den Feinbau der beschriebenen Drüsenorgane vollständig.

Auch morphologisch sind die bei *Pelea* beschriebenen Drüsen von Interesse, da sie Hinweise auf die Differenzierungsmöglichkeiten holokriner Hautdrüsen bieten. Die Flächendrüse der Pars intrapraeputialis penis von *Pelea* ist zweifellos ein hochspezialisiertes Organ, das morphologisch im Hinblick auf den holokrinen Sekretionsmodus mit der Pigmentdrüse des Schneehasen vergleichbar ist. Darüber hinaus zeigt sie, wie eine Flächendrüse als Zwischenform bei der Entstehung polyptycher Hautdrüsen auftreten kann. Hiermit ergibt sich ein weiterer Hinweis zugunsten der von SCHAFFER (1940) vertretenen Theorie über die Entstehung holokriner, polyptycher Hautdrüsen. In diesem Zusammenhang sei auch darauf verwiesen, daß holokrine Flächendrüsen am Praeputialorgan des Bibers und des Wiesels vorkommen und sich auch in den Armtaschen der Fledermaus *Saccopteryx bilineata* nachweisen ließen (STARCK 1958).

SCHAFFER (1940) gibt an, daß die Praeputialdrüse bei *Castor* dunkelrotbraun pigmentiert sei, was wir bestätigen können. Die Befunde machen insgesamt deutlich, daß der holokrine Sekretionsmodus eine Sonderform der allgemeinen Epidermissekretion darstellt, und daß die polyptychen, holokrinen Drüsen als versenkte Bezirke der Oberhaut aufgefaßt werden können. Talgdrüsen können sich stark spezialisieren und dabei zu Duftorganen werden. Gleichzeitig können sie aber auch eine sehr intensive Pigmentabsonderung aufweisen.

Die vorgelegten Befunde mögen eine Anregung dazu sein, die perigenitalen Drüsenorgane bei anderen Vertretern der so formenreichen Gruppe der Boviden zu untersuchen und Ökologie und Verhalten der bisher weniger beachteten Arten genauer zu studieren.

Zusammenfassung

Bei *Pelea capreolus* wird eine stark pigmentierte Praeputialdrüse beschrieben, die zu den holokrinen, polyptychen Drüsen zählt. Ihre Zellen zeigen starke Lipoideinlagerungen. An den Drüsenläppchen ist neben einer basalen Matrixzone eine zentrale Sekretions- und Zerfallszone zu unterscheiden.

Das Oberflächenepithel der Pars intrapraeputialis penis ist ebenfalls stark pigmentiert. Es wird von den Autoren als Flächendrüse mit holokriner Sekretion aufgefaßt.

Morphologische Stellung der beschriebenen Strukturen und ihre wahrscheinliche Bedeutung werden im Vergleich mit anderen Pigment- und Flächendrüsen diskutiert.

Summary

On the glands of the skin of Pelea capreolus (Artiodactyla, Bovidae, Antilopinae, Peleini)

Pelea capreolus has a heavily pigmented holocrine preputial gland. Many lipid droplets are included in the cells of the gland. The lobules of the gland have a peripheral matrix zone and a central zone of disintegration of cells and secretion.

The superficial epithelium of the intrapraeputial part of the penis is heavily pigmented, too. It is considered to be a surface-gland showing holocrine secretion.

The morphology of these structures and their possible function are discussed. They are compared to other pigmented glands and surface-glands.

Literatur

Ansell, W. F. H. (1964): The preorbital, pedal and preputial glands of *Raphiceros sharpei* Thomas, with a note on the mammae of *Ourebia ourebis* Zimmermann. Arnoldia, ser. of misc. upbl. Nat. Museums of Southern Rhodesia **1**, 18, 1—4.

— (1969): Addenda and Corrigenda to „Mammals of Northern Rhodesia" No. 3. Sonderdruck ohne Ort.

Brinkmann, A. (1911): Die Hautdrüsen der Säugetiere (Bau und Secretionsverhältnisse). Erg. Anat. Entw.-Gesch. **20**, 1173—1231.

Dorst, J., and Dandelot, P. (1970): A field guide to the larger Mammals of Africa. London (Collins) 287 p.

Haltenorth, Th. (1956): Das Großwild der Erde und seine Trophäen. Bonn—München—Wien (Bayer. Landw. Verg.) 436 p.

— (1963): Klassifikation der Säugetiere: Artiodactyla. Handb. der Zoologie (Kükenthal — Krumbach) **8**, 32, 1—167.

Lönnberg, E. (1903): Material for the study of Ruminants. Nova Acta Reg. soc. Ups. III. 1—61.

Oboussier, H. (1970): Beiträge zur Kenntnis der *Pelea (Pelea capreolus*, Bovidae, Mammalia), ein Vergleich mit etwa gleichgroßen anderen Bovinae *(Redunca fulvorufula, Gazella thomsoni, Antidorcas marsupialis)*. Z. Säugetierkunde **33**, 342—353.

Pallas, P. S. (1777): Spicilegia zoologica F. XI.

Pocock, R. J. (1916): Lantern exhibition of some new and little known cutaneous scent-glands in Mammals. Proc. zool. society London, 742—755.

Report Department of Nature conservation 1967/68, Nr. 24 Republic of South Africa. Prov. administration of the Cape of good hope. Cape Town 1967/68.

Richter, J. (1971): Untersuchungen an Antorbitaldrüsen von *Madoqua* (Bovidae, Mammalia) Z. Säugetierkunde **36**, 334—342.

Roberts, A. (1954): The Mammals of South Africa, 1951, 2 d ed. 1954 Central News Agency, South Africa, ohne Ort.

Schaffer, J. (1940): Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere. Berlin—Wien (Urban u. Schwarzenberg) 464 p.

Schumacher, S. von (1917): Eine „Pigmentdrüse" in der Nasenhaut des Hasen. Anat. Anz. **50**, 161—171.

— (1921): Weitere Bemerkungen über die „Pigmentdrüse". Anat. Anz. **54**, 241—248.

— (1930): Die Pigmentdrüse des Hasen und deren mutmaßliche Bedeutung. Österr. Waidwerk, H. 7.

— (1939): Jagd und Biologie. Berlin (Springer), Verst. Wissenschaft Bd. **44**, 136 p.

Sclater, P. L., and Thomas, O.: The book of Antelopes 4. vol. London 1894—1900.

Shortridge, G. C. (1934): The Mammals of South West Africa. I, II. London (W. Heinemann Ltd.).

Simpson, G. G. (1945): The principles of classification and a classification of Mammals. Bull. Americ. Mus. Nat. Hist. N. Y. **85**.

Slijper, E. J. (1938): Vergleichend-anatomische Untersuchungen über den Penis der Säugetiere. Acta Neerland. Morphologiae **1**, 375—418.

Starck, D. (1958): Beitrag zur Kenntnis der Armtaschen und anderer Hautdrüsenorgane von *Saccopteryx bilineata* Temminck 1838 (Chiroptera, Emballonuridae). Morph. Jb. **99**, 3—25.

— (1969): Die circumgenitalen Drüsenorgane von *Callithrix (Cebuella) pygmaea* Spix (über Parallelbildungen bei Primaten, ein Beitrag zur Polyphyliefrage). Zool. Garten n. F. **36**, 312—326.

Walker, E. P. (1964): Mammals of the world. Baltimore (The Johns Hopkins Press) 3 vol.

Walther, F. (1968): Verhalten der Gazellen. Neue Brehm Bücherei 373. Wittenberg — Lutherstadt (Ziemsen) 144 p.

Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. D. Starck und Prof. Dr. R. Schneider, Anatomisches Institut, 6000 Frankfurt/M. 70, Ludwig-Rehn-Straße 14

Untersuchungen an Antorbitaldrüsen von Madoqua (Bovidae, Mammalia)[1]

Von JOACHIM RICHTER

Aus dem Dr. Senckenbergischen Anatomischen Institut der Universität Frankfurt am Main
Direktor: Prof. Dr. D. Starck

Eingang des Ms. 2. 11. 1971

Einleitung

Bei Boviden, Cerviden und Suiden kommen in der Nähe des nasalen Augenwinkels Hautdrüsen vor, die wegen ihrer Lage als Antorbital- oder Voraugendrüsen bezeichnet werden. Windspielantilopen oder „Dikdik" der Gattung *Madoqua*, auch Gazellen- und Duckerarten zeigen als Besonderheit eine schwarze Pigmentierung des Antorbitaldrüsensekretes.

Durch ethologische Freilanduntersuchungen von SIMONETTA (1966), TINLEY (1969) und HENDRICHS (1971) an verschiedenen Arten der Gattung *Madoqua* wissen wir, daß Dikdik ihr Revier regelmäßig mit Antorbitalsekret markieren. Die an Grashalmen oder Zweigen abgesetzten Sekrettropfen dienen wahrscheinlich als olfaktorisches Signal für die Artgenossen.

Unsere Kenntnisse von der Anatomie und Histologie dieser Drüsen sind dagegen noch sehr lückenhaft und beruhen ausnahmslos auf älteren Befunden (POCOCK 1910, 1918; BECCARI 1910; BRINKMANN 1911, 1912). Auch SCHAFFER (1940) war im Kapitel „Antorbitaldrüsen" seiner Monographie über die Hautdrüsen der Säugetiere fast ausschließlich auf die Literatur angewiesen.

Detaillierte histologische Untersuchungen bilden die Grundlage für physiologische, biochemische und weitere ethologische Studien, die zur Aufklärung des Wirkungsmechanismus der Voraugendrüsen notwendig sind. Die Befunde von MÜLLER und LEMPERLE (1964) zeigen, daß besonders auch eine chemische Analyse des Drüsensekretes lohnend wäre. Die Autoren fanden mit Hilfe der Gaschromatographie im Duftstoff der Antorbitaldrüsen von *Cervus elaphus* 12 verschiedene Komponenten. Es ist noch unbekannt, ob diese Bausteine gruppenspezifisch sind oder bei anderen Unterfamilien bzw. Gattungen in gleicher oder ähnlicher Form vorkommen.

Material und Methode

Für die makroskopische Betrachtung standen mir zwei formolfixierte Köpfe von *Madoqua phillipsi hararensis* Neumann 1905, ♂ und *Madoqua (Rhynchotragus) guentheri* Thomas 1894, ♀ zur Verfügung. Für die histologische Bearbeitung verfügte ich über komplette Schnittserien und Einzelschnitte von Antorbitaldrüsen folgender Arten:

1. *Madoqua phillipsi hararensis* Neumann 1905, ♂ aus Äthiopien. Fixation in Bouin, Einbettung in Paraffin, Schnittserie von 10 μ Dicke, Färbung mit Hämatoxylin-

[1] Ergebnisse der mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführten Äthiopienreise von Prof. STARCK 1955/56.

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 334—342

Eosin und Azan, einzelne Schnitte auch nach GOLDNER, oder Versilberung nach BODIAN und GOMORI.

2. *Madoqua (Rhynchotragus) guentheri* Thomas 1894, ♂ aus Äthiopien. Fixation in Formol-Eisessig-Alkohol-Gemisch, Einbettung in Paraffin, Schnittserie 12 μ, Färbung mit Hämatoxylin-Eosin und Azan, außerdem Einzelschnitte nach GOLDNER, Htx., van Gieson, Resorcinfuchsin-Kernechtrot.
3. *Madoqua (Rhynchotragus) kirki cavendishi* Thomas 1898, ♀ aus Ostafrika (Serengeti). Fixation in Formol, Gefrierschnitte 30—40 μ, Färbung Htx. und Sudan III oder Sudanschwarz B, zum Teil nach vorausgehender Bleichung des enthaltenen Pigments mit Wasserstoffsuperoxyd (3⁰/₀ig) unter Zusatz von 1 ⁰/₀ sek. Natriumphosphat (Na_2HPO_4) für 3 Stunden.
   Außerdem Einbettung in Paraffin einer zweiten Drüse des gleichen Tieres. Schnittdicke 6—12 μ, Färbung H.-E. mit und ohne Bleichung.

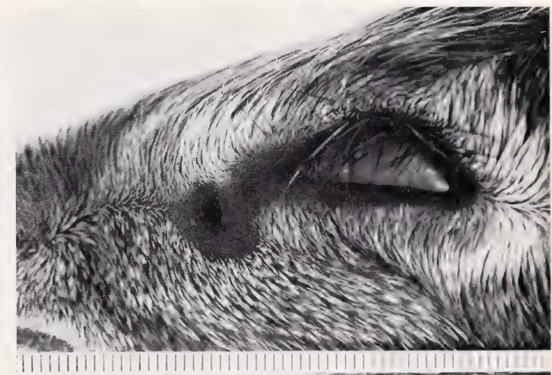
Herrn Prof. Dr. D. STARCK danke ich herzlich für die Überlassung des äthiopischen Materials. Zwei Voraugendrüsen der ostafrikanischen Form *Madoqua (Rhynchotragus) kirki* wurden mir freundlicherweise von Herrn und Frau Dr. HENDRICHS, Bad Münstereifel, zur Verfügung gestellt.

Makroskopische Befunde

Bei *Madoqua phillipsi hararensis* liegt ein dunkel pigmentierter fast haarloser Fleck 8 mm vor und 3 mm unterhalb des nasalen Augenwinkels. Etwa in der Mitte dieses 10×8 mm großen Bezirks mündet mit angedeutet schlitzförmiger Öffnung ein Ausführungsgang, der von medial rostral kommt und in der Tiefe von einem schwarzen Sekret erfüllt ist (Abb. 1 oben).

Ganz ähnlich sind die Verhältnisse bei *Madoqua (Rhynchotragus) guentheri* (Abb. 1 unten). Die Einsenkung in der Mitte des 8×13 mm messenden schwarzen Flecks ist hier mit feinen farblosen Haaren besetzt. Mit Hilfe einer Lupe lassen sich an diesen Härchen zwei Arten von fixierten Sekrettröpfchen erkennen: größere schwarze und kleine weißlich-durchsichtige.

Herauspräparierte Drüsen sehen zum Teil mandelförmig aus (Untergattung *Madoqua)*, teils sind sie mehr abgerundet etwa von der Größe einer Haselnuß (Untergattung *Rhynchotragus).* Die gesamte Drüse ist 20—25 mm lang, ca. 15 mm breit und an der dicksten Stelle 8—15 mm stark.



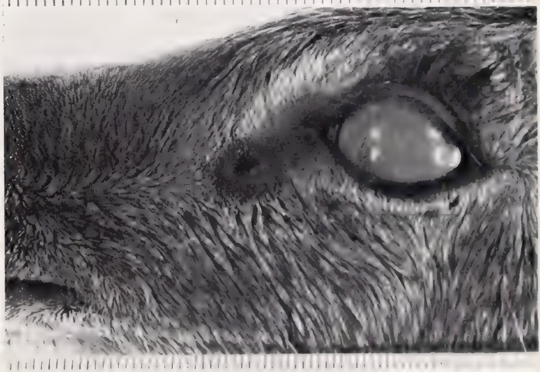


Abb. 1. Augenregion mit Mündung der Antorbitaldrüse bei *Madoqua phillipsi hararensis* ♂ (oben) und *Madoqua (Rhynchotragus) guentheri* ♂ (unten). Maßstabsteilung 1 mm

Lage und Größe der Antorbitaldrüsen sind auch am mazerierten Schädel durch eine entsprechende Grube im Os lacrimale gut erkennbar.

Legt man nun einen Längsschnitt durch eine herauspräparierte Drüse, so kann man mit freiem Auge bei allen untersuchten Species einen Dreischichtenbau erkennen, den schon Beccari (1910) als charakteristisch beschrieben hat: unter der Epidermis liegt eine oberflächliche weiße Schicht, darunter folgt eine vollständig schwarze Mittelzone. Die tiefste Schicht ist wieder weiß und umgibt die mittlere mantelartig von unten und von den Seiten.

Mikroskopische Befunde

Die histologischen Schnittpräparate geben Aufschluß darüber, welche Strukturen diesem durch die Farbunterschiede auch makroskopisch so deutlichen Schichtenbau zugrunde liegen (Abb. 2 und 3). Die äußere weiße Schicht (Strato bianco superficiale Beccaris) wird dargestellt vom Corium der Haut. Es ist bei *Madoqua phillipsi* ca. 2 bis 3 mm dick und besteht aus faserreichem, kollagenem Bindegewebe, in das ganz vereinzelt Haarbälge mit Talgdrüsen eingelagert sind. Die äußere Ersatzzellschicht (Matrix) der typischen Talgdrüsen enthält reichlich dunkelbraune Pigmentkörnchen. Das Corium wird bedeckt vom mehrschichtigen, meist nur 4–5 Zellagen dicken und nur schwach verhornten Plattenepithel der Epidermis. Deren Stratum basale enthält ebenfalls reichlich Pigment, das ihr auch äußerlich die schwärzliche Farbe verleiht.

Von der tiefsten Stelle der makroskopisch beschriebenen grubenförmigen Einsenkung führen bei *Madoqua phillipsi* zwei Epidermiseinsenkungen in die Tiefe (Abb. 2), die das Ausführungsgangsystem der pigmentierten Mittelzone (Strato nero Beccaris) bilden und mit einer schwarzen Masse angefüllt sind. Sie werden bei dem untersuchten Phillips-Dikdik im Bereich des Coriums von je einer wallartigen zirkulären Ansammlung lymphatischen Gewebes umgeben (Abb. 4). Nahe Epidermisbezirke enthalten Lymphocyten und sind im Sinne einer „Durchwanderungszone“ aufgelockert. Bautzmann (1951) hat die Beziehungen zwischen lymphoreticulärem Gewebe und exokrinen Drüsen auf breiter Basis untersucht und das regelmäßige Nebeneinander beider Gewebe als lymphoglanduläre Funktionseinheit“ begründet. Die genannten Epidermiseinsenkungen verzweigen sich im In-



Abb. 2 und 3. Längsschnitt durch eine Antorbitaldrüse. Beachte die Anordnung des schwarzen und weißen Drüsenanteils. Ungebleicht, Färbung H.-E., Vergr. 3,5 × — *Oben: Madoqua phillipsi hararensis* ♂ — *Unten: Madoqua (Rhynchotragus) guentheri* ♂

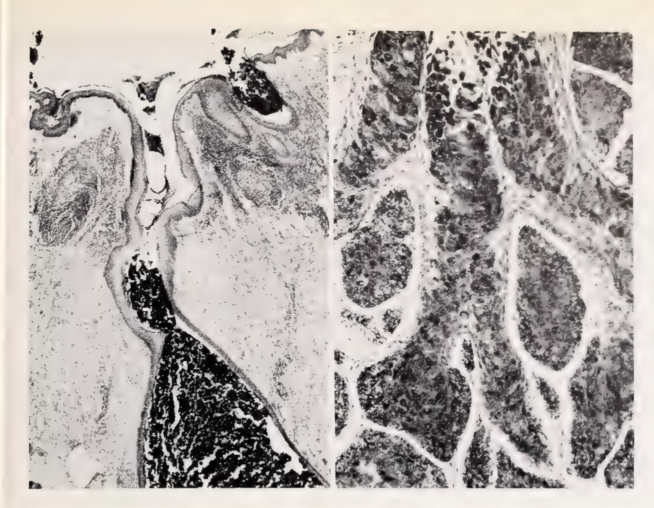


Abb. 4 (links). Madoqua phillipsi hararensis ♂. Gleiches Präparat wie Abb. 2. An der Mündung eines Ausführungsganges liegt zirkulär eine Ansammlung lymphatischen Gewebes. Vergr. 25 × — *Abb. 5 (rechts). Madoqua phillipsi hararensis* ♂. Endstücke des schwarzen Antorbitaldrüsenanteils mit holokriner Sekretion. Ungebleicht, Färbung GOLDNER, Vergr. 80 ×

nern der schwarzen Mittelzone stark. An den Enden des Gangsystems hängen traubenartig massive Drüsenendstücke, die meist nicht rundlich, sondern gelappt sind und in ihrer Gesamtheit die Mittelschicht aufbauen (Abb. 5). Sie bestehen aus polygonalen Zellen mit ca. 8—10 μ großen locker strukturierten Kernen, deren Cytoplasma besonders im Innern der Endstücke vollgestopft ist mit ca. 1 μ kleinen braunschwarzen Pigmentkörnchen. Mit größter Wahrscheinlichkeit handelt es sich dabei um Melanin, da der Farbstoff durch Behandlung mit Wasserstoffsuperoxyd nach einigen Stunden völlig ausbleicht. Für Melanin spricht auch die in den Versilberungspräparaten deutlich starke Argentaffinität der Pigmentkörnchen.

In der Randzone der Endstücke schieben sich dicht mit Melanin beladene stark verzweigte Chromatophoren mit ihren Ausläufern zwischen die Drüsenzellen. Sie sind auf Flachschnitten durch Randbezirke der kolbenförmigen Enden besonders gut erkennbar (Abb. 6). An den Stellen, an denen die Endstücke in das Gangsystem übergehen, sind die Drüsenzellen oft eigenartig abgeplattet und konzentrisch geschichtet, die Zellgrenzen sind sehr deutlich zu

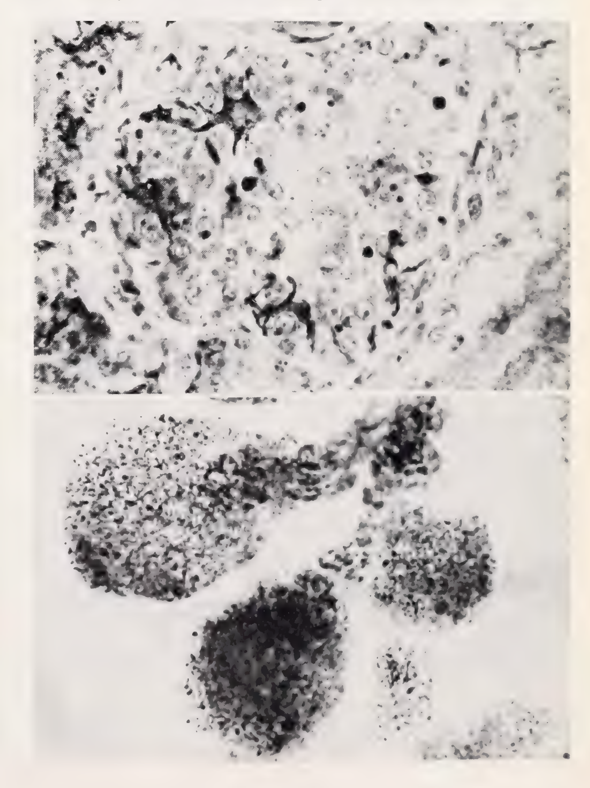


Abb. 6 (oben). Madoqua phillipsi hararensis ♂. Tangentialschnitt durch ein Endstück des pigmentierten Drüsenanteils. Zwischen den Drüsenzellen Melanophoren mit verzweigten Ausläufern. Ungebleicht, Färbung H.-E., Vergr. 500 × — *Abb. 7 (unten). Madoqua (Rhynchotragus) kirki* ♀. Fetttröpfchen in den Zellen dreier Endstücke des schwarzen Drüsenanteils. Gefrierschnitt, gebleicht, Färbung Sudanschwarz B, Vergr. 160 ×

chen, und es treten intrazellulär Vakuolen auf, deren Inhalt mit Sicherheit bei der üblichen histotechnischen Behandlung herausgelöst worden ist (Abb. 9). Verfolgt man die mit Zellen vollgepackten Gänge weiter mündungswärts, so erkennt man zunehmend Zeichen der Kernpyknose, schließlich löst sich der Zellverband und durch Ausstoßung ganzer Zellen entsteht das nach der Fixation bröckelig erscheinende schwarze Sekret der Mittelschicht (Abb. 5). Der Sekretionsmodus des mittleren Drüsenabschnittes ist also eindeutig holokrin. An gebleichten Gefrierschnitten der Antorbitaldrüsen von *Madoqua kirki* durchgeführte Fettfärbungen mit Sudan III und Sudanschwarz B (Abb. 7) erweisen, daß die pigmentierten Zellen besonders bei dieser Art sehr reichlich Lipide in Form verschieden großer Tröpfchen enthalten, was auf Grund der Vakuolen an entfettetem Material ohne weiteres zu vermuten war. Hier zeigt sich allerdings ein Unterschied zwischen den untersuchten Drüsen von *Madoqua (Rhynchotragus) kirki* einerseits und den beiden Vergleichsformen auf der anderen Seite. Letztere Antorbitaldrüsen enthalten Fett in den Zellen der pigmentierten Mittelschicht in Form je eines großen Tropfens, was ich allerdings nur aus dem Negativbild der Vakuolen erschließen konnte, da Gefrierschnitte von diesem Material nicht angefertigt worden waren. Bei *Madoqua kirki* wird das pigmenthaltige Cytoplasma durch die zahlreichen Lipidtropfen meist auf den kernnahen Raum zusammengedrängt (Abb. 8). Auf dieser Abbildung erkennt man auch deutlich eine abgeplattete Schicht von Matrixzellen um die Endstücke herum, die SCHAFFER (1924) als charakteristisch für Talgdrüsen und ihre Modifikationen ansah.

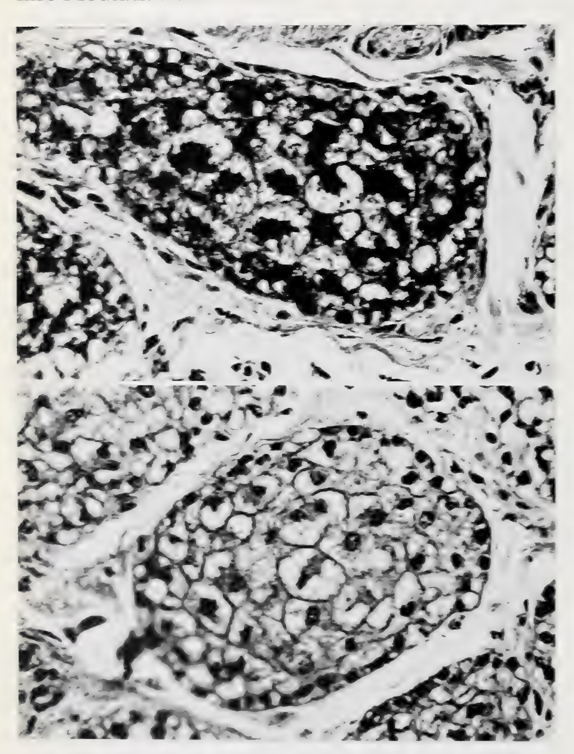


Abb. 8. Madoqua (Rhynchotragus) kirki ♀. Endstücke des pigmentierten Drüsenanteils. Beachte die Vielzahl der Vakuolen in den Drüsenzellen und die um die Endstücke liegende Matrixschicht. Ungebleicht (oben) und gebleicht (unten). Färbung H.-E. Vergr. 400 ×

Zusammenfassend kann man die Drüsen der schwarzen Mittelschicht nach einer Einteilung von SCHAFFER (1924) als polyptyche, holokrin sezernierende, stark verzweigte Pigmentdrüsen bezeichnen, die sich im Bau von Talgdrüsen ableiten lassen. Es gibt wenig Anhalt dafür, daß es sich um holomerokrine sog. „hepatoide" Endstücke handeln könnte, wie SCHAFFER (1940) sie bei der Untersuchung der Antorbitaldrüse von *Gazella dorcas* beschrieben hat.

Die tiefe weiße Schicht (strato bianco profondo BECCARIS wird durch schmale Bindegewebssepten in mehrere Läppchen unterteilt, die jeweils einen stark aufgeknäuelten Tubulus enthalten. Diese wahrscheinlich unverzweigten Drüsenschläuche werden von einem einschichtigen, unpigmentierten, je nach Funktionszustand iso- bis hochprismatischen Epithel gebildet. Die Zellkerne der Epithelzellen sind locker strukturiert, weisen oft mehrere Nukleolen auf und liegen meist im mittleren Zell-

drittel. An den hochprismatischen Zellen kann man Ergastoplasma in Form der Basalfilamente deutlich erkennen, wie die Zahl der Nucleolen ein Zeichen für lebhafte Proteinsynthesetätigkeit (Abb. 9). Das apikale Cytoplasma solcher Kanälchenabschnitte ist vakuolisiert und bildet gegen die Tubuluslichtung pilz- oder kuppelförmige Protrusionen. An zahlreichen Stellen glaubt man mit stärkster Vergrößerung erkennen zu können, daß die apikalen Protrusionen sich absetzen vom übrigen Cytoplasma und im Kanälchenlumen das Sekret bilden (Abb. 10). Schiefferdecker (1922) hat diesen Vorgang als apokrine Sekretion bezeichnet.

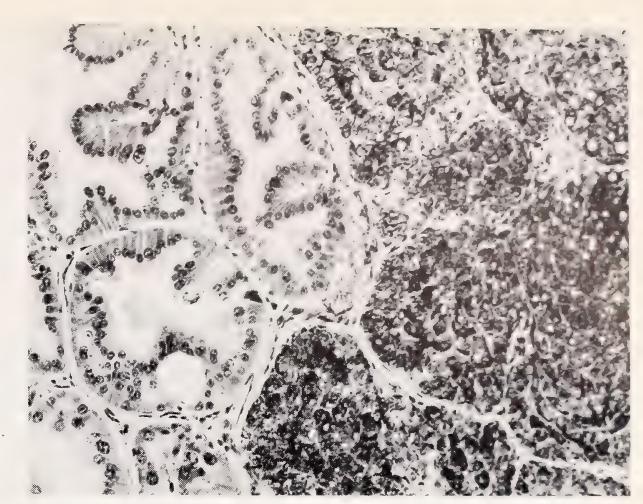


Abb. 9. Madoqua phillipsi hararensis ♂. Links einige Tubuli des weißen Antorbitaldrüsenanteils, rechts massive melaninhaltige Endstücke des schwarzen Teils. Ungebleicht, Färbung H.-E., Vergr. 150 ×

Zwischen Epithel und der Basalmembran liegen schlanke Myoepithelzellen, die besonders auf Tangentialschnitten gut erkennbar sind. Vereinzelt findet man zwischen den schon beschriebenen prismatischen Tubulusepithelzellen größere rundliche Zellformen, deren Cytoplasma sich stärker mit Eosin anfärben läßt und schollig erscheint. Die Kerne solcher Zellen weisen Zeichen der Pyknose auf (Abb. 9).

Das reich kapillarisierte intertubuläre Bindegewebe enthält kollagene und argyrophile Fasern, elastische Elemente sind nicht nachweisbar.

Die apokrinen Schlauchdrüsen münden, wie dies auf einem Übersichtsbild der Antorbitaldrüse von *Rhynchotragus guentheri* (Abb. 3) gut zu sehen ist, mittels weiter, gewundener Gänge in das Ausführungsgangsystem der Mittelschicht. Daraus erklärt sich, daß man äußerlich im Mündungsschlitz schwarze und helle Sekrettröpfchen nebeneinander nachweisen kann. Für die Entleerung der Drüse ist sicherlich von Bedeutung, daß Fasern der Gesichtsmuskulatur in die Schicht der apokrinen Schlauchdrüsen einstrahlen. Es ist von Beobachtern nämlich mehrfach beschrieben worden, daß die Tiere ihre Voraugendrüsen geradezu „ausstülpen" können. Ich nehme an, daß Fasern des M. orbicularis oculi zusätzlich diese Funktion aus-

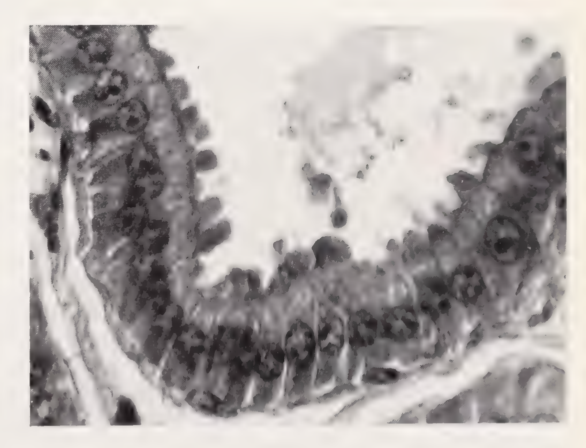


Abb. 10. Madoqua phillipsi hararensis ♂. Apokrine Sekretion in einem Tubulus des weißen Drüsenanteils. Färbung H.-E., Vergr. 900 ×

üben, da während des Abstreifens von Antorbitalsekret das Auge zum Schutz der Cornea geschlossen werden muß.

Das gesamte Drüsenorgan wird von einer bindegewebigen Kapsel umgeben, die sich am Periost des Schädels anheftet. Der Bezirk der monoptychen, apokrin sezernierenden Schlauchdrüsen ist im Prinzip bei den drei untersuchten Arten völlig gleich gebaut, Dickenunterschiede sind durch unterschiedliche Schnittrichtung und Substanzverluste beim Herauspräparieren bedingt. Bei den beiden Antorbitaldrüsen von *Madoqua (Rhynchotragus) kirki* waren die Tubulusepithelzellen durch Autolyse verändert und von der Basalmembran abgelöst.

Diskussion

Bei den Antorbitaldrüsen von *Madoqua* handelt es sich um Drüsenorgane, die aus zwei völlig verschieden aufgebauten und nach unterschiedlichem Modus sezernierenden Anteilen zusammengesetzt sind. Die Untersuchungen Brinkmanns (1911, 1912) und Beccaris (1910) können in dieser Beziehung bestätigt werden.

Schaffer (1923) beschrieb bei der Untersuchung der Circumanaldrüse des Hundes einen Drüsentyp, der zwar den Talgdrüsen ähnlich sieht, aber nicht nach dem holokrinen Modus sezerniert. Vielmehr seien solche Drüsen dem merokrinen Typ zuzurechnen. Sie ergössen ihr dünnflüssiges Sekret durch interzelluläre Sekretkapillaren ähnlich den Gallekapillaren. Schaffer nannte diese Drüsenform „hepatoid". Er beschrieb später auch Mischformen, sogenannte holomerokrine Drüsen mit hepatoider Außen- und holokriner Innenzone, zum Beispiel die „Brunftfeige" der Gemse, die „Viole" des Rotfuchses und den zentralen Teil der Antorbitaldrüse von *Gazella dorcas.*

Bei der pigmentierten Mittelschicht der Antorbitaldrüsen von *Madoqua* handelt es sich meiner Meinung nach weder um typische holomerokrine Drüsen, noch um echte Talgdrüsen. Allerdings spricht das Vorkommen einer Matrixschicht von abgeplatteten Ersatzzellen um die Drüsenendstücke mehr für die Zugehörigkeit zu den Talgdrüsen. Die Überlegungen zeigen aber auch, daß eine scharfe Trennung unmöglich ist, weil es offenbar fließende Übergänge zwischen beiden Drüsentypen gibt. Im übrigen muß die Bestätigung der von Schaffer (1923) lichtmikroskopisch gesehenen Sekretkapillaren einer elektronenoptischen Untersuchung vorbehalten bleiben.

Der Nachweis von Melanophoren in der pigmentierten Zone der untersuchten Antorbitaldrüsen zeigt erneut, daß auch dieses Melanin nicht intraepithelial entsteht, sondern aus besonderen Pigmentzellen an die Drüsenepithelzellen abgegeben wird. Der Mechanismus der Pigmentübertragung wurde kürzlich von Ruprecht (1971) am Beispiel der gefärbten Vogelfeder elektronenmikroskopisch beschrieben. Beccari (1910) hat seine lichtmikroskopischen Befunde vollständig richtig in dieser Weise gedeutet.

Die Herkunft der Pigmentzellen war lange umstritten. Heute gilt als sicher, daß alle Chromatophoren von Neuralleistenzellen abstammen, und zwar bei allen Wirbeltieren. (Zusammenfassung Starck 1964). Eine Übersicht über die bisher bekannten Drüsen, die ein melaninhaltiges Sekret produzieren, findet sich bei Starck und Schneider (1971).

Das Vorkommen von zirkulären Ansammlungen lymphoreticulären Gewebes um die Antorbitaldrüsenmündungen bei *Madoqua phillipsi* ist deshalb bemerkenswert, weil die Drüsen auf der Epidermis, einer äußeren Körperoberfläche, münden. Bautzmann 1951) hatte das regelmäßige Auftreten lymphatischen Gewebes an zahlreichen Drüsenmündungen im Bereich der Schleimhaut innerer Körperoberflächen beschrieben und als „Schutz- und Abwehrapparat gegen bakterielle und toxische Infektionsreize" funktionell begründet.

An der klassischen Auffassung vom Mechanismus der apokrinen Sekretion wurde

in den letzten Jahren auf Grund zahlreicher elektronenmikroskopischer Untersuchungen Kritik geübt (Bargmann und Knoop 1959, Bargmann, Knoop und Fleischhauer 1961; Montagna 1962, Munger 1965 a und b). Vor allem wurde der Vorgang der „Dekapitation" der Zellkuppen abgelehnt. Die lichtmikroskopische Untersuchung läßt hier jedoch die Abstoßung ganzer mit Sekretgranula erfüllter Zellkuppen für möglich erscheinen. Kühnel (1971) kam bei der lichtmikroskopischen Analyse der Rectaldrüse des Kaninchens zum gleichen Ergebnis.

Die Einheitlichkeit des Baues der gesamten Antorbitaldrüse innerhalb der Gattung *Madoqua* (und davon abweichende noch unpublizierte Befunde bei *Cephalophus*) machen wahrscheinilch, daß es sich um gruppenspezifische Bildungen handelt.

Die biologische Bedeutung des Melanins in einem Teil des Antorbitaldrüsensekretes bei *Madoqua* ist unklar. Eine optische Signalfunktion erscheint mir nicht wahrscheinlich, da die abgesetzten Sekrettropfen relativ klein sind. Vielleicht ist das Melanin ein Endprodukt der für die Bildung der Duftstoffe ablaufenden chemischen Reaktionsketten.

Zusammenfassung

Die Antorbitaldrüsen von drei untersuchten Arten der Gattung *Madoqua* sind zusammengesetzte Drüsenorgane, die aus einem zentralen schwarzen und einem peripheren weißen Abschnitt bestehen und von einer bindegewebigen Kapsel umgeben werden. Der schwarze Anteil wird aufgebaut aus polyptychen, lipoidreichen, melaninhaltigen Drüsen, die holokrin sezernieren und als modifizierte Talgdrüsen aufzufassen sind. In den Randbezirken der pigmentierten Drüsenendstücke wurden Melanophoren nachgewiesen.

Der weiße Anteil besteht aus dicht gepackten, stark aufgeknäuelten tubulösen Drüsen, die nach apokrinem Modus sezernieren. Beide Anteile münden auf dem Grund einer Epidermiseinsenkung im Zentrum des Antorbitalorgans.

Die Bedeutung der Befunde für die Morphologie der Hautdrüsen wird diskutiert.

Summary

On the antorbital glands of Madoqua (Bovidae, Mammalia)

The preorbital organ of three species of *Madoqua* has been investigated. These organs are enclosed by a capsule of connective tissue. Each organ is black in the center and white in the periphery. The black part contains glands with several layers of secreting cells („polyptyche Drüsen" of Schaffer) which are rich in lipoid droplets and melanin. They are considered to be modified sebaceous glands. In the basal segments of these glands melanocytes have been found.

The marginal white area of the preorbital organ consists of packed coiled tubules of apocrine glands.

The glands of the white and those of the black segment open into the same two ducts which reach the surface in the center of the preorbital organ.

The morphology of cutaneous glands is discussed.

Literatur

Bargmann, W., und Knoop, A. (1959): Über die Morphologie der Milchsekretion. Licht- und elektronenmikroskopische Studien an der Milchdrüse der Ratte. Z. Zellf. **49**, 344—388.

Bargmann, W., Fleischhauer, K., und Knoop, A. (1961): Über die Morphologie der Milchsekretion II. Zugleich eine Kritik am Schema der Sekretionsmorphologie. Z. Zellf. **53**, 545—568.

Bautzmann, H. (1951): Von der Bindung lymphoiden Gewebes an exkretorische Drüsen. Morph. Jahrb. **91**, 331—367.

Beccari, N. (1910): Ricerche intorno alle tasche ed ai corpi ghiandolari suborbitali in varie specie di Ruminanti. Arch. Ital. Anat. Embr. **9**, 660—717.

Brinkmann, A. (1911): Bidrag til Kundskaben om Drövtyggernes Hudkirtelorganer. 230 S. Köbenhavn.

— (1912): Die Hautdrüsen der Säugetiere (Bau und Sekretionsverhältnisse). Erg. Anat. Entw. **20**, 1173—1231.

HENDRICHS, H., und HENDRICHS, U. (1971): Dikdik und Elefanten. Ökologie und Soziologie zweier afrikanischer Huftiere. R. Piper & Co, München.
KÜHNEL, W. (1971): Die Glandulae rectales (Proctodaealdrüsen) beim Kaninchen. Lichtmikroskopische und histochemische Untersuchungen. Z. Zellf. **118**, 127—141.
MONTAGNA, W. (1962): The structure and function of skin. Second edition, Academic Press New York.
MÜLLER-SCHWARZE, D., und LEMPERLE, E. (1964): Objektivierung und Analyse olfaktorischer Signale der Säugetiere mit Hilfe der Gaschromatographie. Die Naturwiss. **51**, 346—347.
MUNGER, B. L. (1965 a): The Cytology of apocrine sweat glands. I. Cat and Monkey. Z. Zellf. **67**, 373—389.
— (1965 b): The Cytology of apocrine sweat glands. II. Human. Z. Zellf. **68**, 837—851.
POCOCK, R. J. (1910): On the specialised cutaneous glands of Ruminants. Proc. Zool. Soc. London, 840—896.
— (1918): On some external characters of Ruminant Artiodactyla. Part I. The Cephalophinae, Oreotraginae and Madoquinae. Ann. Mag. Nat. Hist. Vol. I (9. Ser.), 426—436.
RUPRECHT, K. W. (1971): Pigmentierung der Dunenfeder von *Gallus domesticus* L. Z. Zellf. **112**, 396—413.
SCHAFFER, J. (1923): Neue Drüsentypen. Verh. Anat. Ges. 32. Vers. Heidelberg, 242—252.
— (1924): Zur Einteilung der Hautdrüsen. Anat. Anz. **57**, 353—372.
— (1940): Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere mit besonderer Berücksichtigung ihres histologischen Aufbaues und Bemerkungen über die Proktodäaldrüsen. Urban & Schwarzenberg, Berlin und Wien.
SCHIEFFERDECKER, P. (1917, 1922): Die Hautdrüsen des Menschen und der Säugetiere, ihre biologische und rassenanatomische Bedeutung, sowie die Muscularis sexualis. Biol. Zentralbl. 37 (1917) 534—562 (vorl. Mitteilung) und Zoologica **27** (Heft 72) (1922) 1—154.
SCHUMACHER, S. v. (1917): Eine „Pigmentdrüse“ in der Nasenhaut des Hasen. Anat. Anz. **50**, 161—171.
SIMONETTA, A. M. (1966): Osservazioni etologiche ed ecologiche sui Dik-Dik (gen. *Madoqua;* Mammalia, Bovidae) in Somalia. Mon. Zool. Ital. **74**, Suppl., 1—33.
STARCK, D. (1964): Herkunft und Entwicklung der Pigmentzellen. In JADASSON, J.: Handbuch der Haut- und Geschlechtskrankheiten, Bd. I, Teil II, p. 139—175, Springer, Berlin — Göttingen — Heidelberg — New York.
STARCK, D., und SCHNEIDER, R. (1971): Zur Kenntnis insbesondere der Hautdrüsen von *Pelea capreolus* (Artiodactyla, Bovidae, Antilopinae, Peleini). Z. Säugetierkunde **36**, 321 bis 342.
TINLEY, K. L. (1969): Dikdik *Madoqua kirki* in South West Afrika: Notes on Distribution, Ecology and Behaviour. Madoqua **1**, 7—33.

Anschrift des Verfassers: Dr. med. J. RICHTER, Dr. Senckenbergische Anatomie der Universität 6000 Frankfurt/Main, Ludwig-Rehn-Straße 14

An Analysis of the Mechanisms of Brooming of Mountain Sheep Horns

By D. M. SHACKLETON and D. A. HUTTON

Environmental Sciences Centre (Kananaskis)
and Department of Biology, University of Calgary Calgary, Alberta

Receipt of Ms. 19. 7. 1971

Introduction

In many species of mountain sheep *(Ovis)* the horns are found to suffer some form of damage. Most frequently the tips are broken or splintered. In North American sheep, horns which exhibit this type of damage are said to be "broomed". Brooming

is usually observed in rams with horns of greater than $^3/_4$ curl. Despite a noticeable variation in the degree of brooming, between conspecifics certain species appear to be more susceptible to the phenomenon than others. A number of hypotheses have been proposed to account for its occurrence, and some of the more plausible ones will be examined below.

OBER (1931; cited in COWAN 1940) suggested that the horn tips became broken or worn as a result of the rams using their horns to dig for food. Our behavioural observations do not support this idea, nor have any such observations been reported in the literature. Although sheep will dig for certain foods items, they do so using only their front feet or occasionally the nose.

A popular belief holds that a ram's horns on attaining a certain length interfere with his vision, and that it then rubs away the offending portion. The nature and variety of the broken tips could not be the result of this activity alone as we will explain below. Rams have not been observed to rub or horn for long periods of time, as one would expect from the degree to which the horns of some individuals are broomed. Also, many rams are observed with heavy brooming although the tips are still on or above eye level and could still theoretically interfere with vision.

SHELDON (cited in COWAN 1940) suggested that the horns of rams were damaged during fights between males. This conclusion was also reached by several other authors (WELLES and WELLES 1961, EGOROV 1965, GEIST 1966, 1971). GEIST (1971) described chips of the horn from the basal region broken off during fighting and also illustrated splintered horn tips resulting from combat. However, none of these authors explored the mechanisms responsible for brooming.

The purpose of this present paper is to provide evidence for the possible mechanism involved in brooming, and for the variability of this phenomenon observed both between individuals and between species.

Results and Discussion

Morphology of broomed horns

A large number of horns were examined from skulls and on live rams, belonging to a population of Rocky Mountain bighorn sheep *(Ovis canadensis canadensis* Shaw), inhabiting the Cascade Valley, Banff National Park, Alberta. Variability of the structure of the broomed tips was found to be considerable. However, when the various types were viewed together they suggested a developmental series of brooming stages (Fig. 1). It was found that, within certain limits the older the ram and the longer its horns, the more extensive was the degree of brooming.

In young males with horns of approximately $^3/_4$ curl or greater brooming became first evident in the form of a split at the terminal region of the horn (Fig. 1 A). These splits were found invariably to run from the tip to the outer edge of the horn, appearing to be caused by a force or blow exerted on the tip and directed away from the centre of the horn curl.

Further brooming was found to result in fraying and shattering of the tip (Fig. 1 B), and was followed by a flattened and crushed tip (Fig. 1 C). This latter type would suggest a blow aimed directly at the horn tip to produce the flattening and crushed appearance. The next stage was a secondary splitting of the outer edge of the tip face (Fig. 1 D)). The blow responsible for this type of damage would have to have struck the flattened face just off centre and towards the outer edge, and again be directed away from the centre of the horn curl. Finally, in those rams with exceptional horn development, the damage was no longer concentrated at the tip itself, but at the outer

edge of the distal end of the horn. The normally rugose surface of the horn in this region now appears smooth and somewhat polished (Fig. 1 E).

The fact that these different types of broomed tips formed a developmental series of brooming stages was suggested not only by the differing degree of these brooming stages and their direct relationship to horn length, but also by the fact that in certain stages characters of preceding stages could be readily detected. Comparison of the structures of the horn tips illustrated in figures 1 C, D and E show that the flattened and crushed tips of 1 C is present in the latter two stages, although they also show a greater degree of brooming.

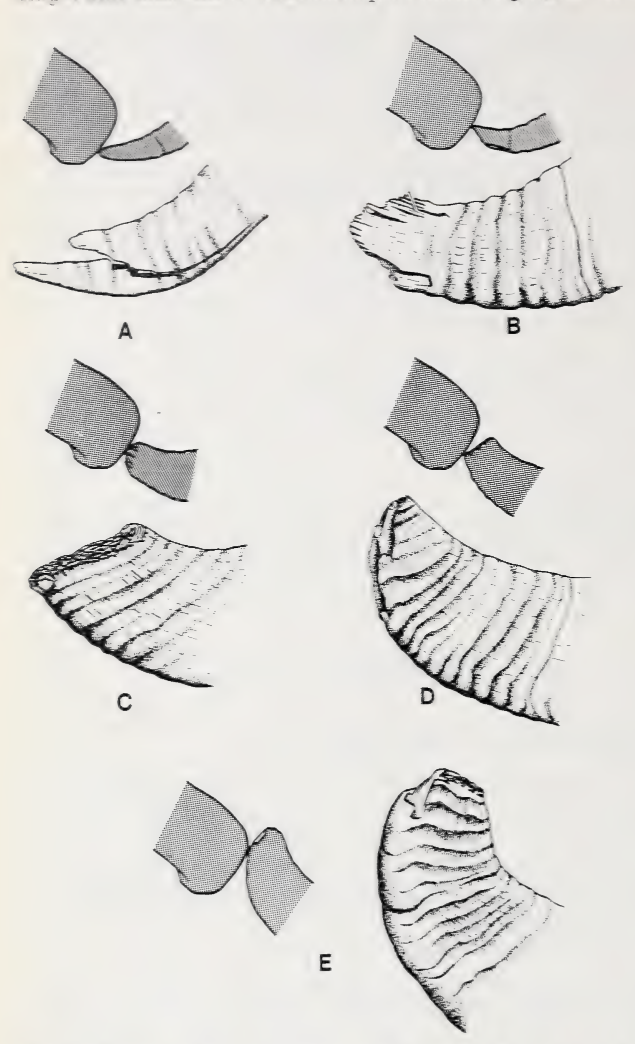


Fig. 1. Variation and development of broomed horn tips of bighorn sheep (*Ovis canadensis canadensis*). Upper left shaded diagrams show blow experienced by horn tip from horn base of opponent during a clash. A: Horn tip of a 3/4 curl, 5-year old ram showing first signs of brooming; B: Horn tip of greater than 3/4 curl, 7-year old ram; C: Flattened and crushed tip of horn from 4/5 curl ram, aged 8½-years; D: Secondary splitting of horn tip, with retainment of crushed surface as in C, of almost full curl ram 10-years old; E: Horn tip of full curl, 13-year old ram, showing smooth outer edge, also secondary split as in D and crushed surface as in C. (All illustrations of horn tips taken from photographs)

Clash posture and its relationship to brooming

The fighting behaviour of male bighorn sheep has been described in detail by Geist (1966 bis 1971). It was found that when two rams clashed they invariably twisted their heads and horns as illustrated in figures 2 and 4. The result of this orientation of the horns during a clash is to bring the tip of the raised horn of a ram into close proximity with the basal region of the lowered horn of his opponement (Figs. 3, 4). This would not be the case if the rams clashed directly with no twisting of the heads.

We suggest that this orientation of the horns by fighting rams frequently results in the forceful contact of an opponent's horn base with the horn tip of the other ram, and that this is the mechanism which results



Fig. 2. Clash posture of bighorn rams, illustrating twisted orientation of horns and heads at impact

in the majority of observed brooming. From this hypothesis we should expect that the postulated mechanism will account for the observed variability and apparent sequential development of brooming.

It was previously noted that rams usually begin to broom when the horns exceed the 3/4 curl. At this time the brooming is characterized by a single split at the tip which eventually becomes complete and the terminal portion detached and lost. The direction of the split running from the tip to the outer edge of the horn could only suggest a blow directed away from the centre of the horn curl, which would be provided by the blow experienced from the horn base of an opponent falling on the inner side of the horn tip. (Fig. 1 A.).

Further development of brooming was suggested to be dependant upon a change in the orientation of the blow in relation to the horn tip. In fact the postulated mechanism would suggest that it was not the blow which changed but rather the orientation of the tip itself, which would have the same result. Despite the shortening effect of brooming, horns continue to increase in length with subsequent growth. This increase in the length of the horn will alter the orientation of the tip to an opponent's horn base during a clash. This change in tip orientation is illustrated in the series of figures, 1A – E.

Welles and Welles (1961) suggested that brooming occurred from blows received during "Miss-fire" clashes, when rams failed to catch each others blows correctly. Undoubtedly some damage does occur under these circumstances, as such atypical clashes are not uncommon. However, the somewhat random nature of these blows could not be expected to produce the types of broomed tips which we observed, nor

Fig. 3. Moment of impact during a clash between bighorn rams showing contact between the horn tip of one ram and the horn base of the opponent

their sequential relationship. For example, in the early stages of brooming the direction of the first split is to the outer edge of the horn, produced by a blow directed to the inner edge of the tip away from the centre of the horn curl. The type of blow most likely to be received in a "Miss-fire" clash would be received on the outer edge of the horn tip forcing it in towards the centre of the horn curl. Thus the resulting split would run from the outer edge towards the tip of the horn, quite the converse of what we observed.

It may be further suggested that the horning activity of rams, when the animal pushes and twists its horns against some object such as the ground or a tree, could affect the tips of the horns, especially in rams with complete or greater curled horns (Fig. 5). Horning was observed in rams of all ages and the activity was directed towards the bases of the horns rather than at the tips. In the case of full curl rams the tips would also be in contact with the substrate, and if the tips are being abraded by this behaviour we should also find similar wear on the frontal regions of the horn bases. This we did not observe, and can only conclude that any effect

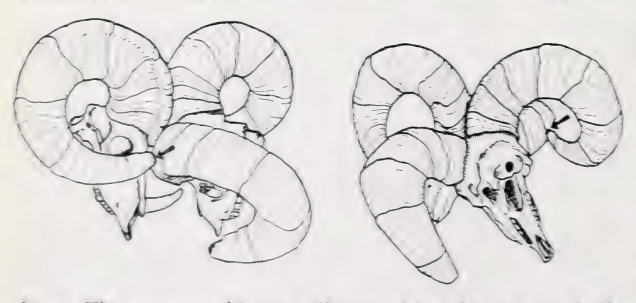


Fig. 4. The moment of impact illustrated by placing two skulls of bighorn rams in the cash posture. Left hand figure as in Fig. 3, right hand pair as in Fig. 2. (Taken from photographs)

on the horn tips from horning behaviour must be negligible.

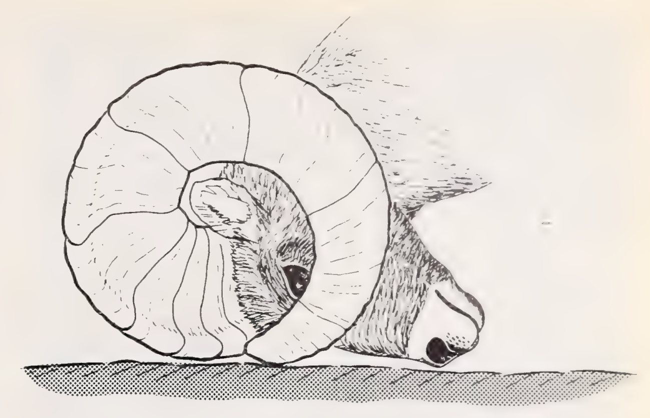


Fig. 5. Relationship of horn bases and horn tips to substrate, in bighorn ram engaged in horning behaviour

Intra- and Interspecific variation of brooming

Broomed horns were rarely found in rams with horns describing less than a $^{3}/_{4}$ curl. When the horns exceeded this size the tips became projected far enough forward to be contacted by an opponent's horn during a clash. From our observations it was apparent that the attainment of this stage of horn development, besides being a function of horn length and age, was also dependant upon two other horn characteristics; the diameter of the circle described by the horns (i. e. tightness of curl), and the degree of divergence of the horn tips from the skull.

The diameter of the horn curl will naturally determine, within certain limits, the age and horn length at which brooming will begin. The tips of the horns describing relatively small circles will exceed the $^{3}/_{4}$ stage, and hence allow brooming, at an earlier age and shorter horn length than similar aged rams with more open curls. It is also likely, though we have no observations to support this, that if a ram had horns with exceptionally small horn curls, brooming would be unlikely to occur or only at a very advanced age.

A measure of the degree of divergence of the horns from the head is for most purposes provided by the distance between the horn tips, i. e. horn spread. Rams with very wide spread horns were found to show less brooming than similar aged animals with relatively narrow spread horns. Reference to Fig. 3, will show that any increase in the horn spread of one of the rams would reduce the probability that its horn tip would contact its opponent's horn. This would also hold for rams whose horn tips, rather than the horns themselves, are extremely flaired, and of course the reverse in rams with inward directed tips though the horns may otherwise be regarded as being wide spread.

Combinations of these two characters will result in the great variability in the degree of brooming between similar aged rams of the same population or species. We also observed variation between the two horns of an individual. A number of rams were observed in which one horn was broomed more than the other. Closer examination of the horns revealed asymmetrical horn development (Fig. 6). The asymmetry was found to be in the differing degrees of divergence of each horn from the skull, with the wider spread horn showing less brooming; or the curls of the horns had different diameters such that the horn with the smaller diameter curl had been broomed to a greater degree. However, there were a number of skulls of younger rams in which brooming was just beginning, but only on one horn. In these specimens we could find no evidence of asymmetrical horn development. Geist (1971) found that the young and therefore (usually) subordinate rams initiated a clash. They should therefore have the prerogative to determine in which direction they will twist their head. The opponent, the older and dominant ram, would have to orientate his head



Fig. 6. Bighorn ram with asymmetrical horn development and brooming. Right hand horn is more tightly curled, smaller and broomed to a greater degree than the more open curl of the left hand horn

according to this choice. Young rams will not only have had relatively few fights since attaining a horn length susceptible to brooming, but they may also be found to favour one direction in which to twist the horns during a clash when they have the choice, analogous to left or right-handedness.

Interspecific variation will parallel that found within a species and be dependant for its expression upon the species specific characteristics of horn configuration. Obviously in those species of mountain sheep with heteronym horns (after ZALKIN; in PFEFFER 1967) there will be no possibility for brooming to occur because of the backwardly directed horn tips. Any instances of damage will be extremely rare and must be the result of atypical clashes.

Among the species of mountain sheep with homonym and plane horn types, it is generally recognized that members of the species O. *canadensis canadensis* exhibit the greatest degree and frequency of brooming (COWAN 1940, CLARK 1964). Adequate data is available only for 3 races of North American sheep, but it supports the observations of COWAN (1940) and CLARKE (1964) that *canadensis* have the least divergent horns and the smallest diameter horn curls. It is possible that other species of mountain sheep clash differently from *canadensis* males, but reported observations of fighting behaviour of, O. *dalli dalli, O. d. stonei* (GEIST 1966, 1971); O. *c. nelsoni* (WELLES and WELLES 1961); O. *ammon* (WALTHER 1961), and O. *a. musimon* (PFEFFER 1967), show that in all these species the rams twist their horns in a similar manner.

In those species with wide flaring horns such as O. *dalli* or O. *a. poli,* little brooming would be expected, nor is it frequently observed in any degree. CLARK (1964) observed that in O. *a. poli* there was little sign of brooming of their extremely long and spiralled horns, which we would expect from their great spread between the tips. However, he did find a number of rams which had suffered severe horn damage in the form of breaks close to the tips of the horn cores. In light of this preceding discussion, it is apparent that such damage must be received in atypical or "miss-fire" clashes, when the horn between the tip and the base receives a direct hit from an opponent. It would be highly unlikely that breaks of this nature would occur frequently as the resulting deformity would be highly deleterious to a ram, either in further social situation, or to its health (GEIST 1971). It is interesting to note that the short horned, tight-curled species O. *a. hodgsoni* show brooming as in bighorn sheep (see CLARK 1964).

We conclude therefore that the majority of horn damage observed in mountain sheep, particularly the type referred to as brooming, is received during fights between males as was suggested by previous authors. The mechanism which we have described and discussed accounts for the occurence of brooming, its seqential development, and

the observed variability between individuals and between species. Although other behaviours may modify these effects, they could not alone account for either the high frequency of occurrence, or the degree to which mountain sheep horn become broomed.

Acknowledgements

The study was financed by an N. R. C. grant made to Dr. V. Geist and in part from a grant by the Sigma Xi Society. We wish to thank the staff of Banff National Park, and in particular K. Brady, for helpful assistance during this study. We should also like to express our appreciation to Drs. V. Geist and L. V. Hills for criticising this manuscript.

Summary

Damage to the horns, commonly referred to as brooming, is observed in many species of mountain sheep. The various hypotheses proposed to account for this phenomenon were examined in light of observations made on bighorn sheep *(Ovis canadensis canadensis)*.

1. Behavioural observations do not support the suggestion that brooming resulted from the use of horns for digging for food.
2. The variety and nature of broomed horns, together with the lack of observations show that rams do not consciously abrade or damage the horn tips in order to restore full vision.
3. Examination of the broomed horns of mountain sheep suggest a developmental series of brooming stages.
4. Examination of the fighting mechanisms in mountain sheep support the original hypothesis of Sheldon that brooming occurs during fights between male sheep.
5. The orientation of the horns of rams during fights is such that the horn tips contact the opponent's horn base and this occurs frequently enough to account for both the high frequency and variety of broomed horns.
6. Brooming usually begins when a ram's horns form a $^3/_4$ curl or greater.
7. Variation in the degree of brooming is the result of differences in horn conformation between individuals. Asymmetrical growth also affects the degree of brooming between two horns of an individual.
8. Interspecific variation in brooming is dependant upon species specific characteristics of horn development and structure.

Zusammenfassung

In mehreren Wildschafarten findet man bei Böcken stark beschädigte Hornenden. Es werden verschiedene Erklärungen dieser Beschädigungen an Hand von Beobachtungen an Dickhornschafen *(Ovis canadensis canadensis)* überprüft.

1. Unsere Beobachtungen bestätigten nicht, daß die Hornenden durch Graben nach Äsung abgenutzt werden. (Äsung wird mit Hufen, nicht mit dem Gehörn, von Schnee freigescharrt).
2. Es konnte nicht festgestellt werden, daß Böcke die Hornenden abreiben um ein besseres Blickfeld zu erhalten.
3. Die Beschädigungen konnten in einer Serie steigender Intensität aufgereit werden.
4. Beobachtungen am Kampfverhalten zeigten, daß die Hornenden im Kampf beschädigt werden.
5. Während des Zusammenstoßes der Gehörne prallen die Hornenden des einen Kämpfers auf der Basis des Gehörnes des anderen auf. Dieses kommt häufig vor und erklärt die hohe Frequenz und die Art der Hornbeschädigungen.
6. Die Hornenden werden erst beschädigt, wenn das Gehörn einen dreiviertel Kreis geformt hat.
7. Unterschiede in der Art der Hornbeschädigungen entstehen durch unterschiedlich geformte Hörner. Asymmetrisch geformte Gehörne führen zu unterschiedlichen Beschädigungen der Hornenden.
8. Intraspezifische Unterschiede in der Beschädigung der Hornenden können auf unterschiedliche Hornstruktur zurückgeführt werden.

Literature

Baker, L. R., and Bradley, W. G. (1965): Skull measurements of desert bighorn sheep from the Desert Game Range. Desert Bighorn Council Trans. IX, 70—74.

Clark, J. L. (1964): The great arc of the wild sheep. Univ. of Oklahoma Press, Norma, xxxvi, 247 pp.

Cowan, I. McT. (1940): Distribution and variation in the native sheep of North America. Amer. Midl. Nat. **24**, 505—580.
Egorov, O. V. (1965): Wild ungulates of Yakutia. Izdatel'stvo "Nauka", Moscova. (Translation: Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 1967). 230 pp.
Geist, V. (1966): On the behaviour and evolution of American mountain sheep. Unpubl. Ph. D. Thesis, Univ. of British Columbia. 252 pp.
— (1971): Mountain sheep: a study in behaviour and evolution. Univ. of Chicago Press.
Ober, E. H. (1931): The mountain sheep of California. Calif. Fish and Game **17**, 27—39.
Pfeffer, P. (1967): Le Mouflon de Corse *(Ovis ammon musimon* Selveber 1782); Psition systematique, Ecologie et Ethologie comparees. Mammalia **31** (supplement), 262 pp.
Walther, F. (1961): Einige Verhaltensbeobachtungen am Bergwild des Georg-von-Opel-Freigeheges. G.-v.-Opel-Freigehege, Kronberg Jahrbuch, 53—89.
Welles, R. E., and Welles, F. B. (1961): The bighorn of Death Valley. Fauna of the National Parks of the United States. Fauna Series No. **6**, 242 pp.

Authors' address: D. M. Shackleton and D. A. Hutton, Environmental Sciences Centre, The University of Calgary, Calgary 44, Alberta, Canada

Über Schwingungsmessungen am Skelett des Mittelohres von *Halicore* (Sirenia)

Von Gerald Fleischer

Eingang des Ms. 9. 9. 1971

Problemstellung

Die Physiologie des Mittelohres der Säugetiere bereitet noch größere Schwierigkeiten, vor allem bei den aquatilen Arten. Meist wird angenommen, daß das Mittelohr allgemein nur die tieferen Frequenzen überträgt und daß darüber die Übertragung mittels der Knochenleitung erfolgt, also unter Umgehung des Mittelohres. Aus Messungen und theoretischen Überlegungen wird geschlossen, daß große und schwere Ossicula audita hochfrequenten Schwingungen nicht zu folgen vermögen. Die bekannte Tatsache, daß bei den Cetacea der Malleus fest mit dem Tympanicum verwachsen ist, wird so gedeutet, daß darin eine vollkommene oder doch weitgehende Funktionslosigkeit dieser Teile zum Ausdruck kommt.

Die Auffassung über das Dominieren der Knochenleitung bei wasserlebenden Säugetieren findet Schwierigkeiten bei der Erklärung der Tatsache, daß bei den allermeisten aquatischen Säugern das Perioticum (welches die Schallwellen aufnehmen soll) weitgehend, oder, wie bei den Cetacea und Sirenia, völlig akustisch vom übrigen Schädel-Skelett isoliert ist, was zu einer Herabsetzung der Fähigkeiten der Knochenleitung führt. Die gegenteilige Auffassung, daß nämlich die Schallaufnahme auch bei hohen und höchsten Frequenzen durch das Mittelohr erfolgt, wird gestützt durch eben diese akustische Isolierung, die theoretisch zu einem besseren Richtungshören führen muß und gleichzeitig wahrscheinlich macht, daß das Mittelohr die Weiterleitung von Schallreizen zum Innenohr übernimmt.[1]

[1] Eine ausführliche Diskussion dieser Probleme findet man bei Reysenbach de Haan (1957), sowie bei Dudock van Heel (1962), Fraser and Purves (1954, 1960), Purves (1966). Experimente sind zudem bei Mc Cormick et al. (1970) Møhl (1964, 1968) sowie Wever et al. (1948) auch theoretisch besprochen.

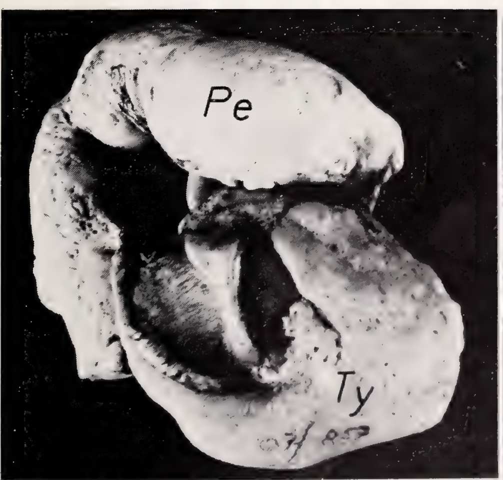
Da die Sirenia spezialisierte aquatische Säuger sind und außerdem ein meßtechnisch günstiges, großes und vom übrigen Schädelskelett getrenntes Gehörorgan besitzen, bietet es sich an, Schwingungsmessungen an ihrem Gehörorgan durchzuführen, um der Funktion des Mittelohres näher zu kommen. — Nach SCHEVILL and WATKINS (1965) liegen die Laute von *Manatus* zwischen 500 und etwa 15 000 Hz.

Material

Das Untersuchungsmaterial bestand aus 6 Gehörorganen von *Halicore dugong* (= *Dugong dugong;* Fam.: Halicoridae, Ordo: Sirenia), die aus der Bayerischen Staatssammlung in München sowie aus dem Naturhistorischen Museum in Wien stammen. Mit einer Ausnahme war Herkunft und Unterart-Zugehörigkeit nicht genau bekannt. Bei 4 dieser Exemplare war die Gehörknöchelchenkette nicht oder nur teilweise erhalten, so daß an ihnen nur Messungen am Tympanicum und Perioticum durchgeführt werden konnten. Bei 2 Exemplaren war die Gehörknöchelchenkette vollständig erhalten, wobei eins dieser beiden zudem noch ein vollkommen erhaltenes, getrocknetes Trommelfell aufwies. Alle Exemplare waren mazeriert, so daß nur das Skelett erhalten war. (Das Trommelfell setzt der Mazeration großen Widerstand entgegen, so daß es erhalten bleiben kann, während alle übrigen Weichteile schon verschwunden sind.)

Anatomische Befunde

Das Skelett des Gehörorganes von *Halicore* ist nur durch Bindegewebe mit dem Schädelskelett verbunden, wobei das Perioticum in einer Höhlung des Squamosums liegt, wie ein Gelenkkopf in einer Gelenkpfanne. Das Gehörskelett wird von Perioticum, Tympanicum, Malleus, Incus und Stapes gebildet (Abb. 1, 2). Das Tympanicum ist rostral und occipital mit dem Perioticum verwachsen. Weiter ist das Goniale (es bildet beim Menschen den Proc. gracilis mallei) fest mit dem Tympanicum verwachsen, was in unterschiedlicher Stärke bei den meisten Säugetieren der Fall ist (Einzelheiten bei FLEISCHER 1971). Als Ausnahme unter den Säugern ist jedoch das Crus breve incudis bei allen Sirenia fest mit dem Perioticum verschmolzen. Der Stapes gelenkt mit dem Crus longum incudis und sitzt beweglich in der Fenestra vestibuli.



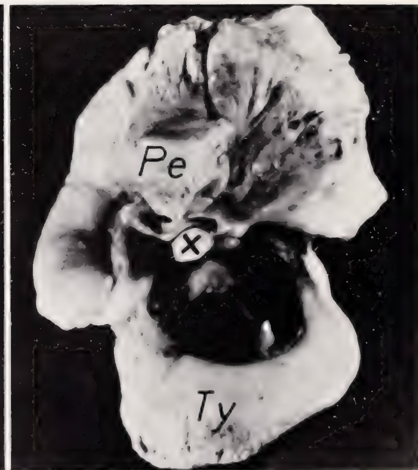


Abb. 1. Rechtes Gehörorgan von *Halicore dugong* — links: von lateral — rechts: von ventral gesehen. Pe = Perioticum; Ty = Tympanicum. Die Cochlea ist entfernt, so daß rechts die Basis stapedis (×) zu sehen ist. 6/5 natürliche Größe

Interessant sind die Gewichtsrelationen. Das gesamte Skelett des Gehörorganes wiegt zwischen 55,0 g und 71,5 g. (Bei den 4 Exemplaren wurden die fehlenden Ossicula audita mit 2,5 g geschätzt, s. u.). Das Perioticum wiegt zwischen 45 g und 60 g. Es fällt dabei sofort auf, daß etwa 5 % bis 10 % seines Volumens gut ausreichen würden, das gesamte Labyrinth so zu umkleiden, wie das für kleine Säugetiere charakteristisch ist. Mit anderen Worten: wenigstens $^9/_{10}$ des Volumens des Perioticums ist massiver Knochen, der im Innern nichts vom Labyrinth enthält. Da das Gehörorgan keine mechanische Belastung auszuhalten hat, liegt die Vermutung nahe, daß diese auffällige Knochenmasse um das Labyrinth im Zusammenhang mit den speziellen Gegebenheiten der Schallaufnahme bei diesen Tieren zu sehen ist.

Das Tympanicum bildet einen etwa halbringförmigen Knochen, der nur an seinen beiden Enden mit dem Perioticum verwachsen, dazwischen aber sehr weit von ihm getrennt ist (Abb. 1, 2). Das Gewicht dieses Knochens beträgt zwischen 7,5 g und 9,2 g, wobei die Massenverteilung innerhalb des Halbringes außerordentlich unterschiedlich ist. In Abb. 2 a sind die Querschnitte durch das Tympanicum angegeben. Rostro-ventral ist der weitaus größte Teil der Masse konzentriert, das Tympanicum baucht sich dort stark auf (Querschnitt 5 in Abb. 2 a sowie Abb. 1 b und 2 b). Wo sich das Tympanicum occipital an das Perioticum anlegt (es verwächst dort wie erwähnt fest) hat es etwa die Form eines Brettes. Die dünnste und mechanisch am wenigsten belastbare Stelle ist die rostrale Verwachsung mit dem Perioticum (vgl. Abb. 2 a, b Querschnitt 3). Nur wenig ventral davon liegt die erwähnte Aufbauchung des Knochens.

Vier der sechs Exemplare wiesen rostro-ventral am Tympanicum ein löcheriges Knochenplättchen auf, das lateral vom Trommelfellansatz (Margo sulci tympanici) liegt und das Trommelfell, wie das eine Exemplar zeigt, nicht berührt (Abb. 1 a, 2 a). Seine Funktion ist unbekannt.

Wie Abb. 2 b zeigt, liegt die Verwachsungsstelle von Goniale (und damit vom Malleus) und Tympanicum etwas weiter lateral als der Ansatz des Tympanicums am Perioticum. Crus breve incudis, Corpus incudis und die Verwachsung von Tympanicum und Malleus liegen in einer Geraden, welche die Schwingungsachse der Gehörknöchelchen darstellt (Abb. 2 a, 3) und durch AO gekennzeichnet ist. Das Hammer-Amboß-Gelenk besteht aus drei Gelenkflächen, die unterschiedlich geformt, jedoch recht genau in den drei Ebenen des Raumes orientiert sind, d. h. daß ihre Flächen (die

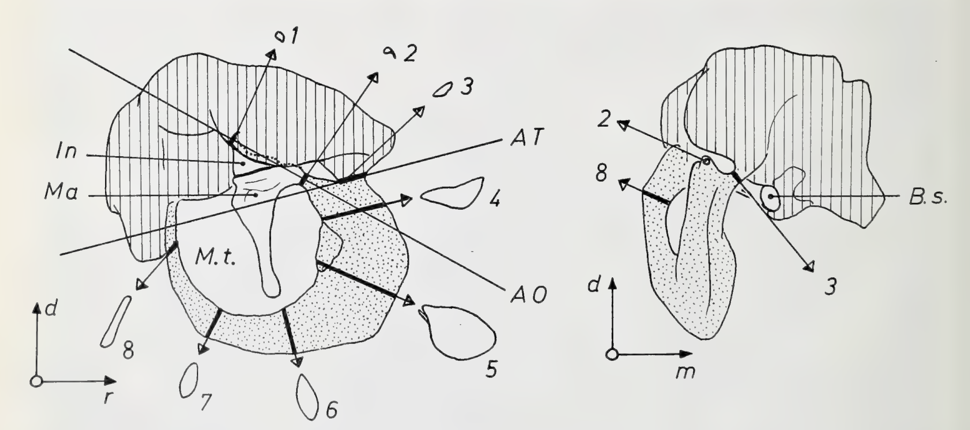


Abb. 2. Lage der einzelnen Teile zueinander. Perioticum vertikal schraffiert; Tympanicum punktiert. AT = Schwingungsachse des Tympanicums; AO = Schwingungsachse der Gehörknöchelchenkette; In = Incus; Ma = Malleus; M. t. = Membrana tympani; B. s. — Basis stapedis; d = dorsal; r = rostral; m = medial. Die Pfeile zeigen jeweils auf die entsprechenden Querschnitte

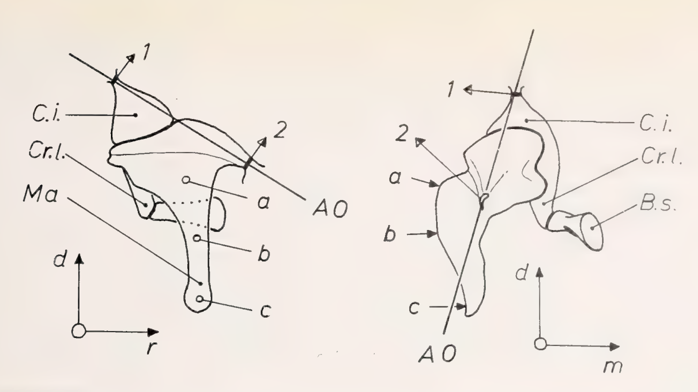


Abb. 3. Lagebeziehungen der Gehörknöchelchen zueinander. Links: von lateral, rechts: von rostral her gesehen. C. i. = Corpus incudis; Cr. l. = Crus longum incudis, sonst wie in Abb. 2

leicht gewölbt bzw. eingedellt sind) rechtwinkelig aufeinander stehen. Die Verbindung zwischen Incus und Stapes wird durch ein sehr flaches Sattelgelenk gebildet. Anzeichen für eine Verwachsung dieser Gelenke wurden nicht gefunden.

Auch die Ossicula audita der Sirenia sind verhältnismäßig schwer. Bei 2 Exemplaren von *Halicore* (es handelte sich nicht um diejenigen, bei denen die Schwingung der Ossicula gemessen wurden) wurden folgende Gewichte festgestellt: Malleus 1,54 g und 1,62 g, Incus 0,70 g und 0,79 g, Stapes 0,24 g und 0,25 g. Malleus und Incus waren jeweils an der dünnsten Stelle vom Tympanicum bzw. Perioticum abgebrochen. Der Trommelfelldurchmesser betrug zwischen 16 mm und 19 mm, jeweils gemessen rechtwinkelig zum Manubrium mallei. Daß die Ossicula von *Halicore* recht schwer sind, zeigt der Vergleich mit denjenigen von *Loxodonta,* wobei zu erwähnen ist, daß *Loxodonta* den größten Trommelfelldurchmesser (um 31 mm) unter den Mammalia aufweist. Der Malleus eines untersuchten Exemplares wog 0,258 g, der Incus 0,254 g, der Stapes 0,013 g.

Zu erwähnen bleibt noch, daß bei den Sirenia das Trommelfell im Gegensatz zu den anderen Säugern durch das Manubrium mallei nach lateral vorgebuchtet wird. Am Präparat ist das Trommelfell gespannt. Ob das auch beim lebenden Tier der Fall ist, ist meines Wissens unbekannt.

Methode

Zur Eichung der anderen Anreger und Meßfühler wurde eine Anordnung verwendet, bei welcher die teilweise Abdeckung eines Laserstrahles in Spannungsschwankungen umgewandelt und auf einem Kathodenstrahl-Oszillographen sichtbar gemacht wurden (Abb. 4). Der verwendete Gaslaser lieferte einen Strahl von 3 mm Durchmesser und einer Wellenlänge von 600 nm.

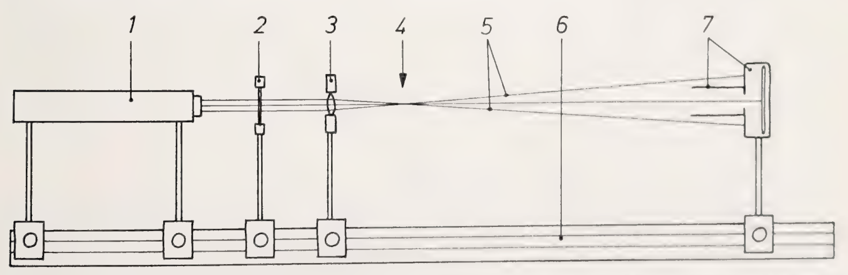


Abb. 4. Anordnung zur Schwingungsmessung durch Abdecken eines Laserstrahles: 1 = Laser; 2 = Polarisationsfilter; 3 = bikonvexe Sammellinse; 4 = Brennpunkt; 5 = divergierender Teil des Laserstrahles; 6 = optische Bank; 7 = Photozelle

Durch eine bikonvexe Sammellinse mit einer Brennweite von 55 mm konnte der Strahl fokussiert werden, wobei er im Brennpunkt $^3/_{100}$ mm Durchmesser aufwies. Im Abstand von 33 cm von der Linse war eine Vakuum-Photozelle für sichtbares Licht angebracht, die mit einer Vorspannung von 30 V Gleichstrom betrieben wurde. Zur Abschirmung von Streulicht war ein röhrenförmiger Vorsatz angebracht, und durch eine Schlitzblende im Innern wurde nur ein Teil des Lichtes durchgelassen, das in diesen Vorsatz fiel. Ohne Objekt und ohne Polarisationsfilter lieferte die Photozelle 100 mV. Da die Photozelle bei Annäherung an die Linse eine zunehmende Spannung lieferte, sind die 100 mV noch unterhalb des Sättigungsbereiches.

Die Spannungsschwankungen wurden auf einen Zweistrahl-Oszillographen (Typ: Tectronix 502 A) gegeben. Als Frequenzgenerator wurde ein Schwebungssummer von Rhode & Schwartz benützt, der im Frequenzbereich von 0 bis 20 000 Hz arbeitet. Zur Anregung durch Schall diente ein Lautsprecher, dessen Schalldruckkurve unter den Bedingungen des Experimentes mit einem Mikrophone Amplifier, Type 2603, von Brüel & Kjœr aufgenommen wurde. Weiter diente als Anreger ein kleiner dynamischer Ohrhörer auf dessen metallene Membran ein Stahldraht von 0,2 mm Durchmesser und 18 mm Länge so aufgeklebt wurde, daß der Draht, ohne das Gehäuse zu berühren, aus der Lautsprecher-Öffnung ragte. Weiter wurden zwei Kristall-Mikrophone so umgebaut, daß sie zu punktförmiger Anregung bzw. Messung verwendet werden konnten. Zu diesem Zweck wurde die oberflächliche Abdeckung aus Metall und Stoff (Abb. 5, Nr. 6) und die Aluminium-Membran (Nr. 5) entfernt. An die Stelle, an welcher das Kunststoff-Säulchen, das der Übertragung der Membran-Schwingungen auf den Piezo-Kristall dient, dem Kristall aufsaß, wurde jeweils eine Stahlnadel von 0,2 mm Durchmesser und 14 bzw. 28 mm Länge angeklebt. Als Klebstoff wurde stets der Zwei-Komponentenkleber Uhu-Plus verwendet, mit welchem sich eine Festigkeit bis 300 kg cm² herstellen läßt, was zur starken Kopplung bei den höheren Frequenzen von Vorteil ist.

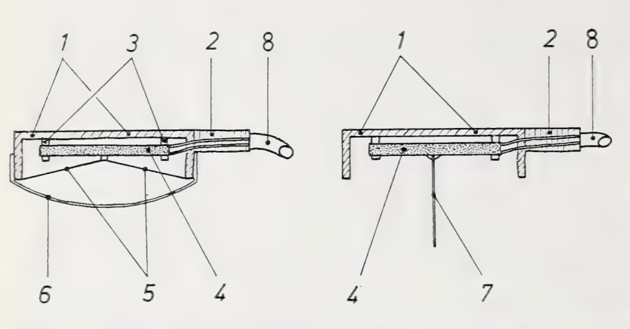


Abb. 5. Schnitt durch das unveränderte Kristall-Mikrophon (links) sowie durch das umgebaute Mikrophon (rechts). 1 = Gehäuse; 2 = Halterung des Gehäuses; 3 = Halterung des Piezokristalls; 4 = Piezokristall; 5 = Alluminium-Membran des Mikrophons; 6 = äußere Abdeckung aus Stoff und Metallgitter; 7 = aufgeklebter Stahldraht von 0,2 mm Durchmesser; 8 = Kabel

Rechts und links neben die optische Bank mit dem Laser wurde je eine weitere optische Bank angebracht und jeweils mit einer schweren und verstellbaren Halterung versehen. Diese Halterungen wurden in den Brennpunkt des Lasers gebracht — wobei dieser zur Hälfte abgedeckt wurde — und durch den dynamischen Hörer (genauer gesagt, mit der Spitze des Stahldrahtes), mit den Kristallhörern oder durch Schall angeregt, um die Eigenfrequenzen der Halterung kennen zu lernen. Der Anreger war dabei auf der anderen Seite der optischen Bank des Lasers installiert wie das zu messende Gestänge. Der Lautsprecher wurde an Perlonfäden so an der Decke befestigt, daß er 12 cm über dem zu messenden Objekt hing. Das Anbringen des Lautsprechers an der Decke sowie die Trennung von Anregungs- und Meßanordnung dient dazu, die direkte Übertragung von Schwingungen vom Anreger auf dem Weg über die Halterung zum Meßobjekt herabzusetzen.

Der Lautsprecher wurde mit 2,3 V und 13 mA betrieben und entwickelt am Ort der Messung einen Schalldruck von (je nach Frequenz) 67 bis 81 dB (bezogen auf 0,0002 dyn cm²). Der dynamische Hörer wurde bei 0,5 V und 50 mA, sowie bei 1,0 V und 100 mA betrieben. Die umgebauten Kristallmikrophone wurden bei 4 V und 120 mA als Anreger benützt, da der piezoelektrische Effekt umkehrbar ist.

Die Halterungen wurden mit Gewichten beschwert und die Länge des Stahlgestänges (Durchmesser der Stangen 10 bis 13 mm) systematisch verändert, um das Schwingungsverhalten der Apparatur ohne Objekt kennen zu lernen. In gleicher Weise wurden die Halterungen der verschiedenen Anreger geprüft, sowie die Anreger mit verschiedenen Halterungen befestigt. Die Resonanzfrequenzen lagen zwischen 50 Hz und etwa 600 Hz. Darüber sind die Schwingungen der Anordnung aufgrund der großen Masse nur noch sehr gering. Charakteristisch ist, daß es sich dabei um engbegrenzte, „scharfe" Resonanzfrequenzen handelt. — Zu allen solchen Messungen wurden Blindversuche durchgeführt, indem alle Parameter gleich gelassen wurden, nur

das zu untersuchende Objekt etwas (meist nur den Bruchteil eines Millimeters) aus dem Laser-Strahl herausgenommen wurde.

Nach diesen Vorversuchen wurden die Resonanz-Frequenzen der Anreger gemessen. Dazu wurde die Spitze des aufgeklebten Stahldrahtes in den Brennpunkt des Laserstrahles gebracht. Um das durchführen zu können, muß die Lichtintensität durch das Polarisationsfilter soweit herabgesetzt werden, daß eine optische Kontrolle möglich ist. Ohne das ist nur ein blendender Lichtfleck zu sehen. Bei allen Messungen wurde das Polarisationsfilter völlig aus dem Strahlengang entfernt. Der Frequenzgenerator liefert Sinusschwingungen, die zur Kontrolle auf dem zweiten Strahl des Oszillographen mitgeschrieben wurden. Der Verlauf der Amplituden der Messung wurde auf Millimeterpapier, dessen Frequenz-Achse in gleicher Weise logarithmisch geteilt war wie die Frequenzskala des Generators, als Kurvenzug aufgezeichnet.

Alle drei Anreger zeigten ausgeprägte Resonanzen: diejenige des dynamischen Hörers lag bei 690 Hz, wobei die Schwingungsform zwischen 140 Hz und 5000 Hz ziemlich unregelmäßig ist. Zwei kleinere Nebenmaxima lagen bei 360 Hz und bei 4200 Hz. Die piezoelektrischen Anreger schwingen mit kleinerer Amplitude dafür aber sehr gleichmäßig. Bei demjenigen mit dem 14 mm langen aufgeklebten Stahldraht lag die Resonanz bei 970 Hz, wogegen der andere (bei 28 mm langem Draht) eine Resonanz von 480 Hz sowie ein kleines Nebenmaximum bei 3000 Hz zeigte. Da die beiden Resonanzfrequenzen in umgekehrter Relation zueinander stehen wie die Längen (und damit auch die Massen) der aufgeklebten Drähte (14 mm : 28 mm und 970 Hz : 460 Hz) ist anzunehmen, daß diese Resonanzen durch die Massenbelastung der Piezokristalle hervorgerufen werden.

Um die Schwingungen der Basis stapedis direkt, messen zu können, wurde die Cochlea entfernt, wobei jeweils die Hälfte der Fenestra vestibuli als Führung des Stapes am Objekt belassen wurde. Um den Stapes in seiner Lage zu halten, wurde er vor Entfernen der Cochlea mit Uhu-Plus an das Crus longum incudis angeklebt. Messungen am Objekt wurden durchgeführt, indem die zu messende Stelle in den Brennpunkt des Laserstrahles gebracht und nach Anregung die Schwingungen am Oszillographen abgelesen wurden. Der Nachteil dieses Verfahrens besteht darin, daß nur oberflächliche Strukturen dem Laserstrahl zugänglich sind und daß nur an einem Punkt gemessen werden kann. Um diese Nachteile auszugleichen, wurden die beiden umgebauten Kristallmikrophone auch als Schwingungsmesser benützt, was ohne jede Schwierigkeit funktioniert.[2] Der sehr große Vorteil gegenüber der Laser-Anordnung besteht darin, daß nun an zwei Stellen gleichzeitig gemessen werden konnte und die Schwingungen am Oszillographen direkt verglichen werden konnten. Auf diese Weise lassen sich Relativschwingungen der einzelnen Teile zueinander sofort erkennen, außerdem lassen sich Phasenunterschiede messen, was mit einer einzigen Meßstelle prinzipiell nicht möglich ist. Weiter ist festzustellen, daß die Piezokristalle unter den Versuchsbedingungen bis zu 1 V Spannungsschwankungen lieferten, während die Anordnung mit dem Laser nur einige mV erzeugte. Prinzipiell ergaben sich mit beiden Meßverfahren gleiche Ergebnisse, jedoch können mit der Laser-Anordnung eben nur die größeren Schwingungen gemessen werden. Die außerordentliche Empfindlichkeit der piezoelektrischen Meßfühler ist nicht weiter verwunderlich, wenn man sich daran erinnert, daß es sich um modifizierte Mikrophone handelt, die ja auch auf sehr geringe Energie-Mengen ansprechen müssen.

Alle Messungen wurden im Bereich von 40 Hz bis 20 000 Hz durchgeführt, wobei der Frequenzbereich kontinuierlich überstrichen wurde.

Im weiteren wird dasjenige Gehörorgan mit kompletter Gehörknöchelchenkette und erhaltenem Trommelfell als Objekt 1 bezeichnet. Dasjenige mit vollständiger Gehörknöchelchenkette ohne Trommelfell als Objekt 2. Die vier weiteren Gehörorgane ohne Gehörknöchelchen sind die Objekte 3 bis 6. Der Kristallhörer mit dem langen Stahldraht wird kurz Piezo 1, derjenige mit kurzem Stahldraht Piezo 2 genannt. Anregung mit dem dynamischen Hörer bedeutet, daß dessen aufgeklebter Stahldraht auf die entsprechende Stelle gesetzt wurde. Es handelt sich also (wie bei Piezo 1 und 2) um punktförmige mechanische Anregung.

Ergebnisse

Regt man das Manubrium von Objekt 1 mit dem dynamischen Hörer oder mit Piezo 1 bzw. 2 an und mißt die resultierenden Schwingungen mit der Laser-Apparatur oder mit

[2] Die Masse eines Piezokristalls beträgt 0,20 g. Sie ist somit selbst im Vergleich zu derjenigen der Gehörknöchelchenkette sehr klein, so daß ein möglicher Einfluß dieser Masse auf das schwingende Objekt gering ist.

Piezo 2 oder 1, so zeigt sich eine Resonanzfrequenz von 1800 Hz. Diese Schwingungen werden auf den Stapes übertragen, was Messungen mit Piezo und Laser zeigen. Bei 3800 Hz liegt ein geringerer Resonanzbereich, in welchem der Stapes ebenfalls in derselben Frequenz schwingt wie der Malleus. Dasselbe gilt für einen weiteren Resonanzbereich um 8500 Hz. Beide Anregungs- und Meßmethoden führten zu demselben Ergebnis, wobei zu erwähnen ist, daß die Resonanz nicht sehr scharf ist und der Resonanzbereich oft neben dem Hauptmaximum noch kleinere Nebenmaxima zeigt.

Über die Schwingungsverhältnisse kann man sich mit einem Schnellverfahren relativ gut orientieren. Streicht man mit einer dünnen Präpariernadel leicht über ein schwingendes Objekt (z. B. das Manubrium mallei oder die Basis stapedis) so wird das freie, überstehende Ende (d. h. die Spitze der Nadel) zu Schwingungen angeregt. Beim Überstreichen eines Objektes wird nun dieser freie schwingende Teil kontinuierlich verkleinert, wodurch sich seine Resonanzfrequenz immer mehr erhöht. Stimmen nun die Frequenz des schwingenden Objektes und die Eigenfrequenz des freien Nadelendes überein, so klingt die Nadelspitze (wenn das Objekt genügend stark schwingt) gut hörbar in der Frequenz der Objektschwingung auf. Wird nun die Gehörknöchelchenkette wie oben geschildert angeregt, so lassen alle Ossicula audita die Nadel aufklingen, während vom Tympanicum und vom Perioticum ein derartiger Effekt nicht zu erreichen ist. Dieses Schnellverfahren zeigt, daß die Gehörknöchelchenkette bis 10 500 Hz die Nadel zum Schwingen bringen kann. Zwischen den Resonanzbereichen sowie unterhalb 900 Hz läßt sich die Nadel unter den erwähnten Anregungsbedingungen nicht zu hörbarem Mitschwingen bringen. Nach Anregung durch Schall zeigt sich die Schwingungsform der Ossicula komplizierter, jedoch tritt auch dabei gut meßbar die Resonanzfrequenz von 1800 Hz sowie eine Reihe von höherfrequenten kleineren Resonanzen auf. Regt man vom Tympanicum her an und mißt die Schwingung der Ossicula, so zeigt sich, daß sie von dort her nur sehr schlecht anzuregen sind. Resonanz der Ossicula läßt sich durch Anregung des Tympanicums erzeugen, jedoch liegt die Resonanzfrequenz bei 1500 Hz, also um 300 Hz tiefer als bei Anregung durch Schall oder durch punktförmige Anregung vom Manubrium her.

Regt man das Perioticum an, so lassen sich die Gehörknöchelchen nur minimal zum Schwingen bringen. Der Ausschlag am Oszillographen beträgt maximal 10 % desjenigen, der bei gleicher Anregung des Manubriums auftritt.

Objekt 2 (dasjenige ohne Trommelfell) zeigt eine Grundresonanz von 2100 Hz und ebenfalls mehrere weitere Resonanzen bei Frequenzen bis zu 10 000 Hz.

Bei den bisher geschilderten Versuchen mit den Objekten 1 und 2 zeigte es sich oft, daß bei der Wiederholung von Messungen, oder auch innerhalb einer Messung, die höherfrequenter Resonanzen umsprangen oder sich stark verschoben. Als Ursache dafür kam das Hammer-Amboß-Gelenk in Frage, dessen Gelenkkapsel durch die Mazeration verlorengegangen war und dessen Gelenkflächen daher unkontrollierbare Bewegungen gegeneinander ausführen können. Um das auszuschalten, wurde der Gelenkspalt von außen her mit Uhu-Plus verklebt. Als Effekt trat bei beiden Objekten eine Erhöhung der Resonanzfrequenz ein: Bei Objekt 1 von 1800 Hz auf 3800 Hz, bei Objekt 2 von 2100 Hz auf 2900 Hz. Dies ließ sich wieder mit verschiedenen Anregern und Meßfühlern nachweisen. Außerdem zeigte sich bei beiden ein weiterer Effekt: Regt man das Manubrium punktförmig bei c in Abb. 3 an, so liegt das Schwingungsmaximum der Gehörknöchelchenkette bei einer tieferen Frequenz als nach Anregung bei a. Dieser Effekt macht beim 1. Objekt 300 Hz, beim 2. Objekt 400 Hz aus. Anregung durch Schall führt zum selben Ergebnis wie Anregung bei a, so daß diese Frequenz als Resonanzfrequenz anzusehen ist. Daß diese Resonanzen wirklich unabhängig von der Halterung sind, zeigt sich darin, daß man das Gehörorgan lose auf einen Tisch legen und Anreger und Meßfühler ohne Halterung dranlehnen kann und zur selben Resonanzfrequenz gelangt.

Auch nach dem Verkleben von Malleus und Incus ließ sich die Gehörknöchelchenkette durch Anregung des Tympanicums noch einigermaßen zum Schwingen bringen (jedoch lange nicht so gut wie von Manubrium her), durch Anregen des Perioticums war das wiederum praktisch nicht möglich.

Da das Gehörorgan nur Relativschwingungen zwischen den einzelnen Teilen verwerten kann (vor allem ist die Relativbewegung zwischen der Basis stapedis und der Fenestra vestibuli wichtig), wurde mit beiden Piezo-Meßfühlern gleichzeitig an verschiedenen Stellen gemessen und an einer dritten Stelle oder durch Schall angeregt.

Regt man am Manubrium mallei bei c in Abb. 3 an und mißt gleichzeitig bei a und an der Basis stapedis, so sieht man zunächst, daß die gesamte Gehörknöchelchenkette in der Frequenz der Anregung schwingt. Die Schwingungen sind nicht linear wie alle Schwingungen am Gehörorgan, sie lassen sich aber bis 17 000 Hz gut messen. Interessant ist dabei die Phasenverschiebung der Teile innerhalb der Gehörknöchelchenkette (Abb. 6). Von 2000 Hz bis 3000 Hz eilt die Phase der Steigbügelschwingung derjenigen des Manubriums voraus. Bei der Resonanzfrequenz der Ossicula (R) bleibt die Phase der Stapesschwingung um 90° zurück. (Ob allerdings zu diesem Phasenunterschied noch 360° dazuzuzählen bzw. davon abzuziehen sind, konnte nicht geklärt werden.) Das Maximum der Stapesschwingung (Anregung bei c in Abb. 3) liegt bei 3500 Hz (M). Nicht klar zu deuten ist der zweite Tiefpunkt bei 4300 Hz. Ab 4500 Hz eilt die Stapesschwingung wieder voraus. Von Interesse ist die langsame Änderung der Phasenbeziehung (die mit der Resonanz verbunden ist), die zeigt, daß der Resonanzbereich nicht schmal, sondern sehr breit ist, was auf eine starke Dämpfung des schwingenden Systems hindeutet. Mißt man gleichzeitig an der Basis stapedis und an der Stelle der abgebrochenen Cochlea, so kann man am Oszillographen direkt die Relativbewegung zwischen Stapes und Fenestra vestibuli ablesen. Es zeigt sich dabei, daß solche Relativschwingungen bis 17 000 Hz zu beobachten sind. Beide Teile schwingen jedoch keinesfalls konform, sondern sowohl die Ossicula wie auch das Perioticum zeigen in ihrem Amplitudengang einen gezackten Verlauf, wobei die Ossicula stets wesentlich stärker schwingen. Ab etwa 5000 Hz schwingt das Perioticum nur noch minimal. Auch bei Anregung durch Schall läßt sich dieses Verhalten bis zu 16 000 Hz messen. Dabei ist es allerdings notwendig, vor der Messung den Stahldraht der Piezo-Meßfühler einen Millimeterbruchteil von der zu messenden Stelle zu entfernen und dann eine Eichkurve aufzunehmen, da die Kristalle selbst, auch ohne Membran, als Schallempfänger arbeiten. Auf dieselbe Weise lassen sich auch Relativschwingungen zwischen Manubrium und Tympanicum messen. Zu erwähnen ist noch, daß im Bereich der Resonanz der Stapes stärker schwingt als das Manubrium.

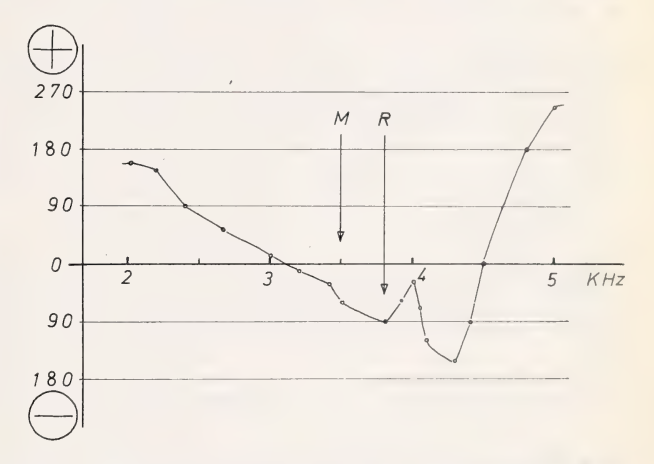


Abb. 6. Phasenbeziehung zwischen der Schwingung der Basis stapedis und dem Manubrium mallei. Das Voreilen der Stapesschwingung in der Phase ist mit (+) gekennzeichnet, das Nachhinken mit (—). M = maximale Schwingung des Stapes; R = Resonanzfrequenz der Gehörknöchelchenkette als ganzer

Da sich gezeigt hat, daß eine Verklebung des Hammer-Amboß-Gelenkes so starken Einfluß auf das Schwingungsverhalten der Gehörknöchelchen hat, wurde die Kopplung, welche dieses Gelenk darstellt, durch leichten Druck auf die Basis stapedis verändert, was zu einer Erhöhung der Resonanzfrequenz führt. Übt man mit dem Piezo-Meßfühler bei a in Abb. 3 zudem einen leichten Druck aus, so erhöht sich die Resonanzfrequenz weiter. Durch solche Manipulationen kann man bei Objekt 1 die Resonanzfrequenz von 3800 auf 5100 verschieben, wobei allerdings kleine Änderungen im Anbringen der Meßfühler diesen Effekt sehr herabsetzen können.

Große Schwierigkeiten bereitet die Messung der Resonanzfrequenz des Tympanicums gegenüber dem Perioticum. Nach Anregung des Perioticums schwingt das Tympanicum im Frequenzbereich zwischen 700 Hz und 900 Hz gegenüber dem Perioticum am stärksten. Über und unter dieser Frequenz schwingen die einzelnen Gehörorgane so unterschiedlich, daß nur wenig darüber ausgesagt werden kann. Regt man das Tympanicum selbst an, so kann man bei Frequenzen über 1000 Hz oft feststellen, daß der Knochen rostral und occipital der Anregungsstelle verschieden schwingt. Kleinere Schwingungsmaxima sind bis über 10 000 Hz festzustellen. Das Tympanicum dürfte dabei in sich und nicht als Einheit gegenüber dem Perioticum schwingen. Die Amplituden der Tympanicums-Schwingungen sind allerdings nicht sehr groß. Mißt man gleichzeitig die Schwingungen des Tympanicums und des Malleus, so kann man feststellen, daß Schwingungsmaxima des einen Teiles die Schwingungen des anderen oft gar nicht, oder nur wenig beeinflussen. Regt man die Gehörknöchelchenkette zur Resonanz an, so schwingt allerdings das Tympanicum — bei etwa 200 Hz oberhalb des Schwingungsmaximas der Ossicula und in der Phase um 90° hinter der des Manubriums zurückbleibend — dadurch angeregt mit. Da kein genügend empfindliches Eichverfahren zur Verfügung stand, kann über die absoluten Amplituden der Gehörknöchelchenschwingungen nichts ausgesagt werden.

Diskussion

Auf Grund seiner großen Masse schwingt das Perioticum mit außerordentlich geringen Amplituden. Das Tympanicum hat rostral und weit entfernt von der Drehachse durch die beiden Anwachsstellen (AT in Abb. 2a) den Hauptteil seiner Masse konzentriert. Die Verbindung zum Perioticum wird durch ein dünnes Stielchen gebildet, das sich bei Schwingungen zwischen Perioticum und Tympanicum verformt und auf diese Weise die Schwingungen kaum weiterleitet und so im Sinne einer Isolierung gegen Fremdschwingungen wirkt. Sowohl die Ossicula als auch das Tympanicum schwingen als Torsionsschwingungen, deren Achsen sich ziemlich genau an der Stelle der Anwachsung von Malleus (mittels des Goniales) und Tympanicum schneiden (Abb. 2a; AT und AO). Da dabei die Amplituden mit abnehmender Entfernung von der Drehachse kleiner werden, liegt die Verwachsung von Malleus und Tympanicum ziemlich genau am ruhigsten Punkt sowohl des Tympanicums wie der Gehörknöchelchenkette. Dies ist die morphologische Grundlage für den Effekt, daß die Gehörknöchelchen vom Tympanicum nur wenig angeregt werden können. Hinzu kommt, daß die Trägheit der großen Masse des Tympanicums dieses höchstens mit ganz geringen Amplituden schwingen läßt.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß das gesamte Gehörorgan, angefangen von der Loslösung vom Schädelskelett über die enorme Vergrößerung der Massen von Tympanicum und Perioticum bis zur weitestgehenden Loslösung des Tympanicums vom Perioticum und der Lage der Drehachsen von Tympanicum und Gehörknöchelchenkette so gebaut ist, daß möglichst wenig Schwingungen vom übrigen Gehörskelett auf die Ossicula übertragen werden. Die offensichtlich sehr große Elastizität der Ver-

wachsungsstellen führt zu der hohen Eigenfrequenz der Ossicula audita und bewirkt die guten Übertragungseigenschaften für hohe Frequenzen.

Zusammenfassung

Die Gehörknöchelchenkette von *Halicore* ist sowohl am Goniale des Malleus als auch am Crus breve incudis fest mit dem übrigen Gehörskelett verwachsen. Nach mechanischer oder akustischer Anregung läßt sich die Schwingung der Gehörknöchelchen, relativ zum Perioticum, am Präparat bis zu 17 KHz messen. Die Schwingung der Gehörknöchelchen ist stark gedämpft und zeigt einen Resonanzbereich, der zwischen 2000 Hz und 4000 Hz liegt. Veränderungen am Hammer-Amboß-Gelenk beeinflussen die Schwingungsform stark. Anregung des Perioticums führt nur zu minimalen Schwingungen der Ossicula audita.

Summary

On vibration measurements on the skeleton of the middle-ear in Halicore (Sirenia)

The ossicular chain of *Halicore* is fixed at the surrounding skeleton of the hearing organ by means of the Goniale of the Malleus and the Crus breve incudis. Stimulated mechanically or acoustically, the ossicular chain of the preparation is oscillating and these movements relative to the Perioticum can be measured up to 17 KHz (17 Kcps). The oscillation of the ossicular chain is remarkably damped and the resonance lies between 2000 Hz and 4000 Hz. The peculiarities of the articulation between Malleus and Incus have great influence on the form of oscillation. Stimulation of the Perioticum causes only inferior oscillations of the Ossicula audita.

Danksagungen

Für die zur Verfügung gestellten Objekte danke ich Herrn Dr. K. Bauer vom Naturhistorischen Museum in Wien, sowie Herrn Dr. Th. Haltenorth von der Bayrischen Staatssammlung in München recht herzlich. Für die großzügige Überlassung von technischen Geräten, sowie für technische Beratung danke ich den Herren Dr. M. Abs, Dipl.-Phys. S. Haun, cand. rer. nat. D. Noeske, Dipl.-Ing. J. Rheinländer und cand. rer. nat. K. Weisbach, alle von der Ruhr-Universität Bochum. Die Messungen wurden im Inst. f. Experimentalphysik (I), sowie im Inst. f. Allgemeine Zoologie der Ruhr-Universität Bochum durchgeführt.

Literatur

Dudock van Heel (1959): Audio-direction finding in the Porpoise *(Pocaena phocaena)*. Nature **183**, 1063.

— (1962): Sound and Cetacea. Netherlands Journ. Sea Res., **1**, 407—507.

Fleischer, G. (1971): Studien am Skelett des Gehörorganes der Säugetiere und des Menschen. Säugetierkdl. Mitt. (im Druck).

Fraser, F., and Purves, P. (1954): Hearing in Cetaceans. Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., Zoology **2**, 101—114.

— (1960): Hearing in Cetaceans, Evolution of the accessory air sacs and the structure and function of the middle ear in recent cetaceans. ibid. **7**, 1—140.

— (1966): Anatomy and physiology of the outer and middle ear in Cetaceans. In: Whales, Dolphins and Porpoises. Berkeley and Los Angeles, 320—380.

Mc Cormick, J., Wever, E. G., Palin, J., and Ridgway, S. H. (1970): Sound conduction in the Dolphin ear. Acoust. Soc. Amer. **48**, 1418—1428.

Møhl, B. (1964): Preliminary studies on hearing in Seals. Vidensk. Medd. Dansk Naturhist. For. **127**, 283—294.

— (1968): Hearing in Seals. In: The behavior and physiology of Pinnipeds. New York, 172—195.

Purves, P. and van Utrecht, W. (1963): The anatomy and function of the ear of the Bottle-nosed Dolphin, *Tursiops truncatus*. Baeufortia (Amsterdam) **9**, 241—256.

— (1966): Anatomy and physiology of the outer and middle ear in Cetaceans. In: Whales, Dolphins and Porpoises. Berkeley and Los Angeles, 320—380.

Reysenbach de Haan, F. (1957): Hearing in whales. Acta Oto — laryngologica Suppl. **134**, 1—114.

Robineau, D. (1965): Les osselets de la Rhytine. Mammalia **29**, 412—425.

Schevill, W., and Watkins, W. (1965): Underwater calls of *Trichechus* (Manatee). Nature 205, 373—374.
Wever, E., Lawrence, M., and Smith, K. (1948): The middle ear in sound conduction. Arch. Otolaryngol. 48, 19—35.

Anschrift des Verfassers: Dr. Gerald Fleischer, Univ. Miami, Sch. Med., Physiol. Acoustics Lab., P. O. Box 875, Biscayne Annex, Miami, Florida 33152

Ökologische Untersuchungen der Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)* im Staate Puebla, Mexiko[1, 2]

Von U. Schmidt, A. M. Greenhall und W. L.-Forment

Eingang des Ms. 19. 10. 1971

Die Vampirfledermäuse der Gattung *Desmodus* (Abb. 1) sind die in Lateinamerika ökonomisch wichtigsten Fledermäuse. Sie übertragen das Virus der Paralytischen Tollwut auf Mensch und Vieh und stellen dadurch eine Gefahr für den Menschen und eine Beeinträchtigung der für diese Länder besonders wichtigen Viehzucht dar. Durch die ungezielten Kontrollmaßnahmen der betroffenen Viehzüchter werden die Vampire kaum dezimiert, jedoch viele andere Fledermausarten gefährdet.

Das FAO/UNDP/INIP Research Project on Paralytic Rabies sucht nach Kontrollmethoden, die das Überhandnehmen der Vampire verhindern, aber gleichzeitig andere Fledermausarten nicht beeinträchtigen sollen. Dazu ist es notwendig, ihre Ökologie genau zu kennen. Die von Villa (1966), Wimsatt (1969) und L.-Forment, Schmidt und Greenhall (1971) beschriebenen Studien geben einen Einblick in das Leben dieser Tiere, lassen aber noch viele Fragen offen.

Fragestellung und Untersuchungsgebiet

Der Anstoß zu den hier beschriebenen Untersuchungen kam von der mexikanischen Regierung, die zur Bekämpfung der Vampirplage auf dem staatlichen Rancho Las Margaritas eine Unterstützung des FAO-Projektes wünschte. Der Senior-Autor hatte von März bis April 1969 die Möglichkeit, dort einige ökologische Experimente durchzuführen und gleichzeitig das Ranchpersonal in den konventionellen Methoden der Vampirkontrolle zu unterweisen. Die Experimente sollten das Ausbreitungsgebiet der dortigen Vampirpopulation, den Einfluß von Mondphasen und Wetterbedingungen auf die Flugaktivität und die ungefähre Größe der Population ermitteln. Während der zweiten Phase des Programmes, von Ende April bis November 1969, wurden so

[1] FAO/UNDP/INIP Research on Paralytic Rabies Project. Contribution No. 24.

[2] Dr. P. Solana S. (INIP) und Dr. P. Sureau (FAO) danken wir für die großzügige Unterstützung, Dr. A. P. Philipps für die Bestimmung der Vögel. Sr. Augustin vom Rancho Las Margaritas, der uns bei allen Unternehmungen begleitete, sprechen wir unsere Anerkennung aus.

Z. Säugetierkunde 36 (1971) 360—370

viele Vampire als möglich in den bekannten Schlafplätzen gefangen und der Erfolg dieser Kontrollmaßnahmen an Hand der Abnahme der Anzahl der Bißwunden an den Rindern registriert. Alle Fledermäuse wurden mit der Immuno-Fluoreszenz-Technik auf Tollwut untersucht. Es fand sich kein rabiespositives Tier.



Abb. 1. Vampirfledermaus *(Desmodus rotundus)*

Das Untersuchungsgebiet, der Rancho Las Margaritas, liegt 7 km nördlich des kleinen Dorfes Hueytamalco im Nordosten des Staates Puebla, ca. 500 m. ü. M. Die Gegend ist bergig und wird von vielen kleinen Flüssen durchzogen. Das Gebiet ist von tropischem Regenwald bedeckt, der teilweise von Kaffee- und Bananenplantagen, Maisfeldern und mit niederem Gebüsch bestandenen Weiden durchbrochen wird. In den Tälern finden sich eine größere Anzahl von Kalksteinhöhlen. Das Klima ist feucht-tropisch mit einer jährlichen Niederschlagsmenge von 4000 mm (Tamayo, 1968). Es wird stark von den „northers" beeinflußt, Tiefdruckgebieten, die von den USA über den Golf von Mexiko ziehen und sich an den Hängen der Sierra Madre Oriental abregnen.

Beringungs-Experimente

In der Umgebung der Ranchgebäude wurden an vier verschiedenen Stellen 12 m Nylonnetze aufgestellt und die gefangenen Vampire beringt und freigelassen. Die Fledermausringe, Größe 1 A, stellte uns das Bureau of Sport, Fisheries and Wildlife zur Verfügung. Die Inspektion der Netze fand gegen 20, 22 und 24 Uhr und am nächsten Morgen gegen 7 Uhr statt. Insgesamt waren an 41 Nächten Netze aufgestellt, jedoch immer nur an einigen der Fangplätze.

1. Fangplätze (Abb. 2)

Platz A (Abb. 3) befand sich 500 m südwestlich der Ranchgebäude; dort waren 8 Netze entlang und quer über einen kleinen Fluß gespannt. Platz B lag im Innern des Gebäudekomplexes. Er bestand aus einem überdeckten Corral, der vollständig mit 6 Netzen umgeben war. Im Corral befanden sich zwei häufig gebissene Charolais-Bullen. Etwa 15 m entfernt waren außerdem 2 Netze an zwei Seiten eines Gatters aufgestellt, in dem sich 6 Kälber aufhielten. Zwei kleine Corrals (10×10 m) waren speziell für diese Untersuchungen 1 km nordwestlich des Rancho gebaut worden (Platz C). Jeder konnte mit 4 Netzen vollständig abgeschlossen werden. Der eine stand inmitten einer Weide, 100 m vom Flußufer entfernt, der andere direkt am Rande der den Fluß säumenden Bäume. Die Gatter enthielten 1 bis 4 stark gebissene Schweizer Kühe. Ein Corral 2 km nördlich der Gebäude mit 2 Zebu und 2 Gertrudis Bullen diente als Fangplatz D.

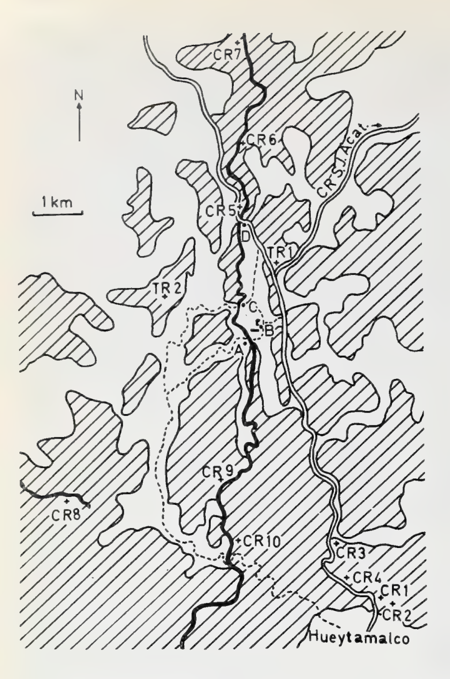


Abb. 2. Karte der Umgebung von Las Margaritas (nach Luftaufnahmen gezeichnet — Schraffiert: Wald oder Plantagen, weiß: Weiden oder Felder, Doppellinie: Straße, punktierte Linie: Weg, dicke Linie: Fluß (sonstige Bezeichnungen siehe Text)

2. Beringung und Wiederfänge

Fangplatz A wurde während 24 Nächten benutzt. In dieser Zeit fingen sich 22 ♂♂ und 20 ♀♀. In 17 Nächten konnten an Platz B 7 ♂♂ und 5 ♀♀ beringt werden, und in 18 Nächten gingen an Platz C 57 ♂♂ und 50 ♀♀ in die Netze. Platz D wurde nur an 3 Nächten benutzt und 6 ♂♂ und 3 ♀♀ gefangen.

Von den 42 an Platz A beringten Tieren wurden 20 (11 ♂♂, 9 ♀♀) wiedergefangen, 3 davon (2 ♂♂, 1 ♀) zweimal. Von Platz B fanden sich 4 (3 ♂♂, 1 ♀) und von Platz C 13 *Desmodus* (6 ♂♂, 7 ♀♀) wieder, von den letzteren 1 ♀ zweimal. An Platz D fing sich 1 ♀ alle drei Nächte im gleichen Netz.

Die meisten Wiederfänge wurden am gleichen Platz gemacht, wo die Tiere beringt worden waren (Tabelle 1), jedoch einige von ihnen fanden sich an anderen Fangplätzen: 4 (3 ♂♂, 1 ♀) von A an B, 7 (3 ♂♂, 4 ♀♀) *Desmodus* an C; je ein Vampir von B und C an A. Dies legt die Vermutung nahe, daß ein Teil der Fledermäuse von den südlich gelegenen Höhlen den Fluß abwärts zu den Beutetieren fliegt. Insgesamt wurden etwa 25 % der bering-

Abb. 3. Fangplatz A mit verschiedenen Rinderrassen

Tabelle 1

Anzahl der bei dem Beringungsexperiment gefangenen Vampire, Beringungsort und Wiederfänge

In Klammern mehrfache Wiederfänge

Fangplatz	Anzahl Vampire beringt	Wiederfänge an Fangplatz				Wiederfänge in Schlafplatz		
		A	B	C	D	TR 1	CR 6	CR 9
A	42	9 (3)	4	7				1 (Mai)
B	12	1	3					
C	107	1		12 (1)		1 (April) 1 (Okt.)	1 (Okt.)	
D	9				1(1/1)			

ten Tiere (38 von 170) ein zweites oder drittes Mal im Ranchbereich angetroffen. Die zeitliche Verteilung der Fänge zeigt Abb. 4.

3. Einfluß meteorologischer Faktoren auf die Flugaktivität

Beim Fang von Fledermäusen mit Nylonnetzen wird immer wieder beobachtet, daß fast keine Tiere zu finden sind, wenn der Mond hell scheint oder starker Regen niedergeht (Villa, 1966; Wimsatt, 1969). Dies ließ sich auch für *Desmodus* bestätigen.

Tabelle 2 zeigt die Fangergebnisse an Platz A vom 4. März bis 16. April. Die Anzahl gefangener Vampire schließt auch Wiederfänge mit ein. Vom 4. bis 9. März wurden alle Vampire am frühen Abend gefangen, ehe der Mond aufging; Ende März, als der Mond vor 1.00 Uhr aufging, fanden sich fast alle während der Morgeninspektion. In regenreichen Nächten (9. bis 13. März) konnten fast keine Vampire angetroffen werden. Diese Ergebnisse ließen sich auch an den anderen Fangplätzen bestätigen.

4. Tagvögel als Feinde der Vampirfledermäuse

Die eben beschriebenen Einflüsse der Beleuchtung auf die Flugaktivität von *Desmodus* stellen sicher einen Schutz vor Nachtraubvögeln dar. Normalerweise verlassen diese Fledermäuse erst nach Einbruch der Dunkelheit ihre Schlafplätze, so daß tagaktive, räuberische Vögel keine Gefahr für sie darstellen. Die am Morgen beringten Tiere jedoch mußten im Hellen fliegen. Sie strebten immer dem am nächsten gelegenen Wald zu und hängten sich an Baumstämme. 5 beringte *Desmodus* gingen dabei durch den Angriff von Vögeln verloren. In dieser Gegend ist der „Zenate“ oder Mexiko-Bootsschwanz *(Cassidix mexicanus)* sehr verbreitet, auch der „Pepe“, Paukenschläger *(Psilarrhinus morio)* ist häufig anzutreffen. Beide Arten stürzten sich meist in Gruppen auf die niedrig über dem Grund fliegende Fledermaus und schlugen sie mit Schnabelhieben zu Boden. In einem Fall schnappte ein „Zenate“ einen Vampir im Flug und trug ihn davon.



Abb. 4. Zeitliche Verteilung der Frisch- und Wiederfänge (schraffiert) an Platz A, B und C — Ordinate: Gesamtzahl der zu einem Zeitraum beringten und wiedergefangenen Tiere — Abszisse: 5-Tage Intervalle vom 28. II. bis 24. IV. 1969

Tabelle 2

Anzahl gefangener Vampirfledermäuse an Platz A, in Abhängigkeit von Wetterbedingungen und Mondphase

Datum (1969)	Regen		Bewölkung		Mond			gefangene Vamp.	
	Abend	Morgen	Abend	Morgen	Phase	Aufgang	Untergang	Abend	Morgen
März									
4.—5.	—	—	stark	wenig	O	18:45	6:35	2	0
5.—6.	—	—	klar	klar	O	19:40	7:10	1	0
6.—7.	—	—	stark	wenig	O	20:36	7:45	3	0
7.—8.	—	—	wenig	wenig	C	21:34	8:22	6	0
8.—9.	—	—	klar	wenig	C	22:35	9:03	3	0
9.—10.	+	+	stark	stark	C	23:39	9:49	0	0
10.—11.	+	+	stark	stark	C	24:00	10:45	0	0
11.—12.	+	+	stark	stark	C	0:45	11:41	kein Fang	
12.—13.	+	+	stark	stark	(	1:49	12:45	1	0
13.—14.	—	—	stark	wenig	(	2:48	13:51	kein Fang	
14.—15.	—	—	stark	wenig	(	3:42	14:56	4	3
15.—16.	+	+	stark	stark	(	4:27	15:59	1	0
16.—17.	+	+	stark	stark	(	5:08	16:58	kein Fang	
17.—18.	—	—	stark	wenig	●	5:46	17:55	2	0
18.—19.	—	—	wenig	klar	●	6:22	18:50	0	1
20.—21.	—	—	wenig	stark	)	7:32	20:39	0	3
24.—25.	—	—	wenig	stark	)	10:19	23:00	2	3
26.—27.	—	—	wenig	stark	)	12:02	1:08	0	3
28.—29.	+	+	stark	stark	)	13:52	2:39	0	0
April									
10.—11.	—	—	wenig	klar	C	1:37	12:47	3	1
14.—15.	+	—	stark	klar	(	4:21	16:41	1	2
15.—16.	—	—	klar	klar	(	4:55	17:34	0	1

O = Vollmond, C = > Halbmond, (und) = < Halbmond, ● = Neumond

5. Andere Fledermausarten in Las Margaritas

Während der Beringungsexperimente gingen neben *Desmodus* eine Anzahl anderer Fledermausspecies in die Netze (Nomenklatur nach Villa 1966): *Pteronotus rubiginosa mexicana* Miller (1 ♂, 2 ♀♀); *Mormoops m. megalophylla* Peters (2 ♀♀); *Glossophaga soricina leachii* Gray (8 ♂♂, 17 ♀♀ — 3 trächtig); *Leptonycteris yerbabuenae* Martinez y Villa (3 ♂♂, 2 ♀♀); *Carollia perspicillata azteca* Saussure (7 ♂♂, 6 ♀♀ — 1 trächtig); *Sturnira lilium parvidans* Goldman (31 ♂♂, 11 ♀♀ — 5 trächtig); *Sturnira l. ludovici* Anthony (33 ♂♂, 60 ♀♀ — 31 trächtig); *Chiroderma s. salvini* Dobson (5 ♂♂, 11 ♀♀ — 6 trächtig); *Artibeus jamaicensis yucatanicus* Allen (3 ♂♂, 7 ♀♀ — 1 trächtig); *Artibeus lituratus palmarum* J. A. Allen y Chapman (8 ♂♂, 10 ♀♀ — 1 trächtig); *Artibeus toltecus* (Saussure) (16 ♂♂, 7 ♀♀ — 6 trächtig); *Diphylla ecaudata centralis* Thomas (1 ♂).

Diese Arten fanden sich, bis auf *Mormoops* und *Chiroderma*, auch in den Höhlen. Außerdem konnten in einem hohlen Baum 2 ♀♀ *Micronycteris megalotis mexicanus* Miller gefangen werden.

Fang von Desmodus in den Schlafplätzen und Repopulation

Während der Beringungsperiode wurde die weitere Umgebung der Ranch nach Schlafplätzen von Vampiren abgesucht. Diese sind leicht an den schwarzen klebrigen Exkrementen zu erkennen, die einen stechend ammoniakalischen Geruch ausströmen. Von

Tabelle 3

Geschlechterverteilung und Repopulation in den Schlafplätzen

Schlaf-platz	Datum (1969)	ad. ♂♂	juv. ♂♂	ad. ♀♀	tr. ♀♀	juv. ♀♀	gesamt
TR 1	24. April	5	2	5	5	2	19
	25.—28. April	3	0	0	1	0	4
	8. Juli	1	0	0	0	0	1
	23. Juli	1	0	0	0	0	1
	28.—30. Okt.	3	0	0	1	0	4
TR 2	31. Januar	8	2	13	9	3	35
	27. April	6	0	1	2	1	10
	8. Juli	4	0	0	0	0	4
	24. August	2	0	0	0	0	2
	30. Oktober	2	0	1	0	0	3
CR 1	28. April	6	1	3	3	0	13
	1. Mai	0	0	0	0	0	0
	11. Juli	1	0	0	0	0	1
CR 2	28. April	0	0	1	0	0	1
CR 3	5. Mai	2	1	1	0	0	4
	10. Juli	0	0	0	0	0	0
CR 4	7. Mai	10	2	5	0	2	19
CR 5	3. Mai	1	0	0	0	0	1
CR 6	8. Mai	7	5	4	8	3	27
	11. Juli	7	3	8	13	7	28
	25. August	1	0	1	0	2	4
	28. Oktober	3	0	3	0	0	6
CR 7	10. Juli	8	0	1	0	0	9
	28. Oktober	9	0	0	0	0	9
CR 8	30. April	11	13	11	12	8	55
	9. Juli	10	29	5	12	29	85
	24. August	6	0	1	0	1	8
	29. Oktober	6	7	12	1	2	28
CR 9	1. Mai	26	12	9	12	5	64
	10. Juli	9	9	2	1	6	27
	25. August	13	3	6	0	2	24
	30. Oktober	10	6	6	2	5	29
CR 10	9. Mai	7	4	3	12	7	33
CR S. J. Acat.	2. Mai	30	8	21	22	9	90
	24. August	44	12	36	6	9	107
	8. Nov.	6	4	20	8	6	44

ad. = adult, juv. = juvenil, tr. = trächtig.
(Übrige Bezeichnungen s. Text)

Ende April bis November wurden diese Plätze in 8- bis 10wöchigen Abständen besucht und so viele Vampire als möglich gefangen oder geschossen.

Insgesamt waren in der Nähe des Rancho 12 Schlafplätze von *Desmodus* auffindbar (Abb. 2). Zwei von ihnen waren hohle Bäume (TR, tree roost), die anderen waren Höhlen (CR, cave roost). Etwa 1 km nördlich des Rancho befindet sich ein großer

Kapokbaum oder „Pochote“ *(Ceiba pendandra)*, TR 1. Er steht inmitten einer Kaffeeplantage, 10 m vom Haus des Verwalters entfernt. TR 2 ist eine hohle Eiche *(Quercus oleoides)*, 2 km nordwestlich in den bewaldeten Hügeln. Vier Höhlen befinden sich in der Nähe Hueytamalcos, 6 bis 7 km vom Rancho entfernt: CR 1 ist ein schmales, 10 m tiefes Loch; CR 2 eine kleine flache Höhle im Wald; CR 3 ein weites, etwa 80 m tiefes und 30 m breites Loch und CR 4 eine 13 m tiefe Höhle mit einer Seitenkammer inmitten einer Kaffeeplantage. Unter einem überhängenden Felsen neben einem Wasserfall, 2,5 km nördlich der Gebäude, fanden sich einige wenige Vampire (CR 5). An einem großen Wasserfall, 1 km weiter flußabwärts, befindet sich eine Höhle mit unzugänglichen Seitenkammern (CR 6) im Wald. CR 7, zwei horizontale Stollen, die sich 10 m in den Berg erstrecken, liegt ca. 6 km vom Rancho entfernt noch weiter den Fluß abwärts. Im Süden und Südwesten befinden sich drei größere Höhlen: CR 8 (Cueva Atopolihue) besteht aus zwei großen Kammern und liegt etwa 150 m hoch am Abhang eines kleinen Tales. Direkt am Fluß, ca. 3 km südlich der Ranch, liegt Cueva la Garita (CR 9); sie besteht aus zwei Kammern und einem kleinen vertikalen Kamin. Die größte Höhle ist CR 10, noch 2 km südlich davon. Sie bildet ein Gewirr von Kammern und Gängen und ist nur schwer zugänglich.

40 km nordöstlich von Las Margaritas, zwischen Papantla (Veracruz) und San José Acateno, gibt es eine weitere Höhle mit einer größeren Vampirpopulation (CR S. J. Acat.). Diese Aufstellung zeigt, daß sich die Vampire sowohl in unmittelbarer Nähe des Menschen aufhalten und Jungtiere aufziehen können als auch weit von jeder menschlichen Siedlung entfernt in schwer zugänglichen Waldgegenden.

Die Wiederfunde von beringten *Desmodus* in den Schlafplätzen waren gering. Während der ersten Fangperiode (April/Mai) fand sich ein ♂, das am 14. April an Platz C beringt wurde, in TR 1 und ein weiteres ♂ von Platz A (14. März) in CR 9. Im Juli und August konnten keine Wiederfänge verzeichnet werden. Zwei Tiere von Platz C wurden im Oktober wiedergefangen: ein ♂ (21. März) in TR 1 und ein ♀ (15. April) in CR 6 (Tab. 1).

Die Repopulation der fünf Schlafplätze (Tab. 3), die wir viermal besuchten, verlief unterschiedlich. In dem Kapokbaum (TR 1), wo im April 23 Tiere gefangen wurden, bildete sich keine Kolonie mehr, aber es fanden sich mehrmals 1 bis 4 Vampire darin. Aus der Eiche (TR 2) hatten wir im Januar 35 *Desmodus* entfernt, 10 im April und später noch 2 bis 4. Cueva Atopolihue (CR 8) zeigte eine sehr variable Repopulation: im April wurden 55, im Juli 85, im August 8 und im Oktober 28 Vampire gefangen. Nachdem aus Cueva la Carita im Mai 64 *Desmodus* entfernt worden waren, beliefen sich die Fänge zu den anderen Zeiten zwischen 24 und 29 Tieren. In CR 6 waren die Fangergebnisse 27 im Mai, 28 im Juli, 4 im August und 6 im Oktober.

Nur in TR 1 war es möglich, die gesamte Population zu fangen; in TR 2 verkroch sich ein Teil der Fledermäuse in unzulängliche Bereiche im oberen Teil des Baumes. Die Höhlen hatten viele Spalten und kleine Seitenkammern, in welche die Vampire verschwanden. Nach unseren Schätzungen konnten wir jedoch jedesmal wenigstens 50 % der Population entfernen.

Erfolgsnachweis der Kontrollmaßnahmen

Der Schwerpunkt der Arbeiten in Las Margaritas lag in der Verminderung der Vampirpopulation, um die dortige Viehzucht zu unterstützen. Serologische Untersuchungen des Magen- und Darminhaltes von *Desmodus* aus diesem Gebiet hatten gezeigt, daß diese Fledermäuse dort hauptsächlich an Rindern fressen. (Die Tests wurden von Dr. C. Templis, University of California, Berkeley, ausgeführt.) Von den 94 untersuchten *Desmodus* hatten 76 Rinderblut gefressen, 8 Pferde-, 4 Schweine- und 2 Hühner-



Abb. 5. Rind mit Vampirbissen am Hals

blut. Mehrere Vampire hatten verschiedenartiges Blut im Magen-Darm-Trakt: einer hatte an Rind und Pferd gefressen, zwei an Rind und Schwein und einer an Rind und Huhn.

Da mehr als 80 % der Vampire Rinderblut aufgenommen hatten, wahrscheinlich weil Rinder die am weitesten verbreitete Nahrungsquelle darstellen, erschien es sinnvoll, den Erfolg der Kontrollmaßnahmen dadurch nachzuprüfen, daß die Anzahl der Bißwunden an einer Reihe von Rindern vor und nach der Verminderung der Population miteinander verglichen wurde.

Der Senior-Autor zählte im April und im November die Vampirbisse an mehreren hundert Rindern der Ranch. Die Zählung mußte vom Pferd aus durchgeführt werden, da das Vieh in dieser Gegend das ganze Jahr über in den Bergen weidet und sehr agil und angriffslustig ist. Daher konnten nur die Bisse an Hals (Abb. 5), Ohren und Schwanz registriert werden. Frische und ältere Bisse wurden gleich bewertet. Auf der Ranch befinden sich vier verschiedene Rinderrassen (Abb. 3), die in unterschiedlichem Maße von den Vampiren angefallen werden (Tab. 4). Die Schweizer Rinder werden am häufigsten gebissen, Charolais und Santa Gertrudis sehr viel seltener und Zebu-Rinder nur vereinzelt. Die Häufigkeit der Bisse nahm von April bis November signifikant ab, z. B. bei den Schweizer Rindern von durchschnittlich 2 pro Tier auf weniger als 0,5 pro Rind.

Verfrachtungsversuch (homing experiment)

Die größte Gefahr, die der Rinderzucht von den Vampiren droht, ist die Übertragung der Paralytischen Tollwut. Die Immuno-Fluoreszenz-Tests hatten gezeigt, daß die Vampire in Las Margaritas z. Z. tollwutfrei sind und daher keine unmittelbare Gefährdung besteht. Jedoch liegt das nächste Tollwutgebiet nur 30 km Luftlinie entfernt in Martinez de la Torre. Da *Desmodus* möglicherweise wandert, sollte festgestellt

Tabelle 4

Häufigkeit von Vampirbissen bei verschiedenen Rinderrassen vor und nach Kontrollmaßnahmen

Rinderrasse	April		November	
	n Rinder	Bisse/Tier	n Rinder	Bisse/Tier
Zebu	91	0,208	108	0,009
Charolais	221	0,764	194	0,103
Santa Gertrudis	127	0,700	118	0,186
Schweizer	127	1,984	131	0,412

werden, ob ein Vampir zu seiner Schlafstätte zurückkehrt, aus welcher Entfernung und wie lange er dazu benötigt. Da nur in TR 1 alle Tiere gefangen werden konnten, wurde die Kolonie aus diesem Baum für ein Verfrachtungsexperiment ausgewählt.

Am 24. April wurden 19 Tiere in TR 1 gefangen, beringt und in drei Gruppen aufgeteilt:

Gruppe I: 1 adultes ♂, 2 juvenile ♂♂, 1 laktierendes ♀, 3 trächtige ♀♀.
Gruppe II: 2 adulte ♂♂, 2 adulte ♀♀, 1 trächtiges ♀.
Gruppe III: 2 adulte ♂♂, 2 juvenile ♂♂, 1 adultes ♀, 1 laktierendes ♀, 1 trächtiges ♀.

Die Fledermäuse wurden nachts im Auto in Richtung Nord-Osten auf der Straße nach San José Acateno verfrachtet. Gruppe I wurde nach 6 km (Tachometer), Gruppe II nach 19 km und Gruppe III nach 30 km freigelassen. Wir inspizierten den Kapokbaum täglich bis einschließlich 9. Mai.

Am 25. April fand sich dort ein nicht beringtes ♂, einen Tag später ein weiteres unberingtes ♂ und ein beringtes ♂ (No 62—205) aus Gruppe I. Am 27. April schossen wir ein beringtes ♀ (No 62—004) aus Gruppe I im Baum. Am 8. Juni und 23. August konnte jedesmal ein unberingtes ♂ gefangen werden. Am 28. Oktober befanden sich drei *Desmodus* im Baum, ein unberingtes ♂, ein ♂, das an Platz C beringt worden war und ein beringtes ♀. Dieses Tier (No 62—010) gehörte zur Gruppe III. Es war im April laktierend, im Oktober hochträchtig.

Obwohl die Anzahl der im Verfrachtungsexperiment verwendeten Tiere sehr gering war, hat sich gezeigt, daß Vampirfledermäuse über beträchtliche Entfernungen wandern und dabei das Tollwutvirus in eine gesunde Population einschleppen können.

Diskussion

Von den 170 *Desmodus,* die bis auf wenige Ausnahmen (Platz D) in einem Umkreis von 1,5 km während ihrer Futtersuche beringt wurden, kehrten zwar ein beträchtlicher Teil (38) zu dem gleichen Ort zurück, jedoch nur sehr wenige (4) konnten in den Schlafplätzen gefangen werden. Es gibt dafür zwei Erklärungsmöglichkeiten: 1. in dem Gebiet befinden sich eine größere Anzahl unbekannter Schlafplätze oder 2. die Vampire kommen aus Höhlen oder Bäumen, die noch weiter entfernt sind und wandern bei ihrer nächtlichen Futtersuche über große Entfernungen. Das Verfrachtungsexperiment gibt Hinweise für die zweite Möglichkeit. Zwei Tiere waren aus 6 km Entfernung nach zwei bzw. drei Tagen zurück in ihrem alten Schlafplatz. Dazu müssen sie die Richtung oder auch Anhaltspunkte aus der Umgebung kennen. Dies deutet darauf hin, daß sie größere Streifzüge unternehmen. Auch die Repopulationsdaten zeigen, daß die Vampire ihre Schlafplätze wechseln. Dies kann für die Ausbreitung der Paralytischen Tollwut von Bedeutung sein. Da die Inkubationszeit für Tollwut bei Vampiren nicht bekannt ist, manche Untersucher nehmen sogar an, daß Vampire dagegen resistent werden, aber das Virus im Speichel ausscheiden können, ist die Gefahr der Verbreitung durch umherziehende Vampire groß.

Große Schwierigkeiten bereitet die Schätzung der Populationsgröße. Ein echter Zensus kann nicht durchgeführt werden, da die Tiere in den Höhlen meist nicht zu zählen und auch kaum alle Schlafplätze auffindbar sind. Auch der Lincoln- oder Petersen-Index und die Schnabel-Methode, die auf dem Verhältnis beringter zu wiedergefangenen Tieren beruhen (Overton und Davis 1969), geben keine befriedigenden Resultate, da 1. die Populationsbewegungen unbekannt sind, 2. der Aktionsradius eines Einzeltieres nicht bekannt ist, 3. die Vampire netz- oder ortsscheu werden können, 4. Unterschiede beim Fangen in Flugschneisen, in der Nähe von Schlafplätzen oder Beutetieren möglich sind, 5. beim Fang mit Rindern als Köder individuelle Be-

vorzugungen (von Einzeltieren oder Rassen) vorhanden sein können und 6. die Flugaktivität von meteorologischen Verhältnissen abhängt.

Die z. Z. aussichtsreichste Methode erscheint das Zählen von Vampirbissen an Rindern. Um diese Methode anwenden zu können, müssen einige Voraussetzungen erfüllt sein: 1. Die gesamte Rinderpopulation und ihre Rassenzusammensetzung muß bekannt sein. 2. Die Zählung muß entsprechend der Rassenzusammensetzung randomisiert werden. 3. Die Durchschnittsrate der Bisse pro Vampir oder Vampire pro Biß müssen für jedes Gebiet und jede Jahreszeit neu bestimmt werden (SCHMIDT, GREENHALL und L.-FORMENT 1970). Letzteres mag stark variieren, je nach Populationsdichte, Vorhandensein von sonstigen Beutetieren und saisonalen Bedingungen.

Für Las Margaritas war eine Kalkulation der Populationsgröße nicht möglich, da diese Faktoren noch unbekannt sind. Die geringe Flugaktivität der Vampire bei Regen mag damit zusammenhängen, daß *Desmodus* in dieser Gegend besonders anfällig gegen Kälte ist; Vampire finden sich in Mexiko nicht über 1800 m. Eine Durchnässung des Felles könnte eine Unterkühlung hervorrufen. In anderen Gebieten scheint *Desmodus* unempfindlicher zu sein. In Argentinien finden sich Vampire in beträchtlich größeren Höhen; dort haben *Crespo* et al (1961) Vampire während eines Schneesturms fressen sehen. GREENHALL beobachtete *Desmodus* in Trinidad während starken Regens.

Die durchgeführten Kontrollmaßnahmen erwiesen sich als Erfolg. Durch das Fangen der Vampire in ihren Schlafplätzen über einen längeren Zeitraum, bei dem ca. 500 *Desmodus* aus der Gegend entfernt wurden, verringerte sich die Anzahl der Bisse um etwa 80 %. Diese Situation blieb 10 Monate erhalten, dann stieg, wie Nachuntersuchungen gezeigt haben, die Zahl der Bisse pro Tier wieder an. Um einen langdauernden Erfolg zu haben, müßte die Kontrolle in regelmäßigen Abständen wiederholt werden

Zusammenfassung

Von 170 im Freien beringten Vampirfledermäusen, *Desmodus rotundus,* konnten etwa 25 % am Beringungsort wiedergefangen werden. Nur vier beringte Tiere fanden sich in verschiedenen Schlafplätzen, bis zu 5 km entfernt. Meteorologische Faktoren beeinflussen die Flugaktivität: bei hellem Mondschein und während starken Regens wurden keine Vampire in den Netzen gefangen. Um den Wert konventioneller Maßnahmen zur Bekämpfung zu sichern und um eine Methode zur Populationsschätzung auszuarbeiten, wurden über 500 *Desmodus* aus den Schlafplätzen entfernt. Die Anzahl der Bisse an Rindern sank daraufhin um 80 %. Es fanden sich Unterschiede in der Bißhäufigkeit bei verschiedenen Rinderrassen; Schweizer Rinder wurden am häufigsten angefallen, Zebus nur selten. Bei einem Verfrachtungsexperiment kehrten zwei Vampire nach zwei bzw. drei Tagen aus 6 km Entfernung zum Schlafplatz zurück, ein Weibchen nach fünf Monaten aus 30 km Entfernung. Dies zeigt, daß mit Paralytischer Tollwut infizierte Vampire diese Seuche schnell über größere Entfernungen verbreiten können.

Summary

An ecological study of the vampire bat (Desmodus rotundus) in the state of Puebla, Mexico

Of 170 vampire bats, *Desmodus rotundus,* banded in eastern Mexico, about 25 % were recaptured at the original collecting sites in the open field. Only four banded bats were recaptured in different roosts up to 5 km away. During heavy rain and bright moonlight nights nearly no vampires were netted. To demonstrate the value of conventional control methods and to attempt a method of estimating the vampire bat population in the area, more then 500 *Desmodus* were collected from cave and tree roosts. This reduced the vampire predation to cattle by 80 %, giving relief for about ten month. Swiss breeds were attacked the most and Zebu least. In a homing experiment two vampires returned to the roost after 2 and 3 days from a distance of 6 km, one female after 5 month from 30 km. This suggests that a vampire bat infected with paralytic rabies could spread the disease over a large area in a short time.

Literatur

CRESPO, J. A., VANELLA, J. M., BLOOD, B. D., und DE CARLO, J. M. (1961): Observaciones ecologicas del vampiro *Desmodus r. rotundus* (GEOFFROY) en el norte de Cordoba. Mus. Argentino de Ciencias Natur. „Bernardino Rivadavia" Ciencias Zool. 6, 131—160.

FORMENT, W. L.-, SCHMIDT, U., und GREENHALL, A. M. (1971): Movement and population studies of the vampire bat (*Desmodus rotundus*) in Mexiko. J. Mamm. **52**, 227—228.
OVERTON, W. S., und DAVIS, D. E. (1969): Estimating the numbers of animals in wildlife populations. In Wildlife Management Technique. The Wildlife Society, Washington. VIII, 623 pp.
PENNINGTON, T. D., und SARUKHAN, J. (1968): Arboles tropicales de Mexico. Inst. Nac. Invest. Forest., Mexico. FAO, Rom. V, 413 pp.
SCHMIDT, U., GREENHALL, A. M., und FORMENT, W. L.- (1970): Vampire bat control in Mexico. Bijdragen tot de Dierkunde, **40**, 74—76.
TAMAYO, J. L. (1968): Geografia moderna de Mexico Ed. F. Trillas, S. A. Mexico. 282 pp.
VILLA, R. B. (1966): Los murcielagos de Mexico. Inst. Biol., Univ. Nac. Auton. Mexico. XI, 491 pp.
WIMSATT, W. A. (1969): Transient behavior, nocturnal activity patterns, and feeding efficiency of vampire bats (*Desmodus rotundus*) under natural conditions. J. Mamm. **50**, 233—244.

Anschrift der Verfasser: Dr. U. SCHMIDT, Zoologisches Institut der Universität, 53 Bonn, Poppelsdorfer Schloß, Dr. A. M. GREENHALL, FAO, Mexico 1 D. F., App. Post. M - 10778, Mexico, und W. L.-FORMENT, Cornell University, Ithaca, N. Y. 14850, USA.

Zur Systematik und Tiergeographie von *Microtus (Chionomys) nivalis* und *Microtus (Chionomys) gud* (Microtinae, Mamm.) in S-Anatolien

Von FRIEDERIKE SPITZENBERGER

Eingang des Ms. 9. 9. 1971

Unsere Kenntnis der Untergattung *Chionomys* hat sich in den letzten Jahren vor allem durch die Vorlage mehrerer kirtischer regionaler Bearbeitungen sprunghaft gebessert (KRATOCHVIL 1956, PESHEV 1970, STEINER 1970). Da jedoch die Gesamtheit der rezenten Formen immer noch nicht revidiert ist, können Neufunde das Bild noch wesentlich erweitern. So konnte erst kürzlich im bisher nicht besammelten Gebiet SW-Anatoliens (Cıg̅lıkara im Kohu Dag̅) eine gut gekennzeichnete neue Schneemausform entdeckt werden (SPITZENBERGER, Manuskr.). Eine 1970 durchgeführte Sammelreise in den Mittleren Taurus erbrachte jedoch ein noch interessanteres Ergebnis: Hier lebt neben *Microtus nivalis* eine zweite, sympatrische *Chionomys*-Art.

Die Schneemäuse der Mittleren Taurus

Aus dem zwischen dem Göksu-Tal im Westen und der Kilikischen Pforte (Gülek-Pozantı) im Osten gelegenen Taurusabschnitt liegt von zwei Sammelstationen Material vor.

Knapp nördlich von Arslanköy erhebt sich der Steilabfall eines Hochplateaus, das sich als annähernd quadratischer Block von 50 km Seitenlänge der eigentlichen Tauruskette (Gipfel bis fast 3600 m) im Südwesten vorlagert. Es ist ungefähr 2000 m hoch fast eben und stark verkarstet. Infolge der starken Sonneneinstrahlung waren zur Zeit unseres Besuches (19. — 21. 7. 1970) sämtliche Schneereste verschwunden. Die Schnee-

Tabelle 1

Gewicht, Körper- und Schädelmaße von *Microtus nivalis* des Hochplateaus N Arslanköy, Vil. Mersin, Türkei

Alter	Sex	Gew.	KR	Schw.	rel. Schw.	HF	CB	Zyg.	SH	OZR	RH
ad.	♂	44,5	124	—	—	18,1	28,3	16,2	11,1	6,4	4,9
	♀	43,3	122	59	48,4	16,8	—	—	—	6,7	4,2
subad	♂	34,7	106	45	42,4	16,6	25,5	15,4	11,0	6,1	4,1
	♀	36,1	107	46	43,0	16,7	24,6	14,4	10,3	6,1	4,0
	♀	30,5	100	41	41,0	16,4	24,0	13,5	9,8	6,1	4,0
	♂	30,5	109	49	44,9	17,8	23,8	14,6	10,9	6,1	4,2
	$\bar{x}$ =		105,4	45,25	42,82	16,87	24,47	14,47	10,27	6,1	4,07
juv.	♂	21,5	94	46	48,9	18,2	—	—	—	6,0	4,1
	♂	22,9	92	43	46,7	17,7	22,6	13,4	9,4	5,2	4,0
	♂	24,0	95	44	46,3	18,2	—	—	—	6,1	3,7
	♂	24,8	94	43	45,7	17,7	—	13,8	—	6,0	3,8
	♂	14,7	80	31	38,7	17,1	—	—	—	5,5	3,2
	♂	27,8	97	46	47,7	17,7	—	—	—	6,0	4,3
	♀	22,3	95	42	44,2	17,0	—	—	—	5,6	3,7
	♀	25,0	101	46	45,5	17,4	23,6	14,2	10,2	6,1	4,2
	♀	21,9	92	41	44,6	16,7	—	13,5	—	5,8	3,6
	♀	15,2	83	31	37,7	16,0	—	12,4	—	5,3	3,2
	♀	11,0	74	29	39,2	16,0	19,8	12,0	9,2	5,7	3,1
	♀	12,5	76	32	42,1	16,5	19,8	12,0	9,7	5,4	3,1
	♀	23,3	91	43	47,2	17,3	—	14,2	9,4	5,8	3,8
	♀	21,1	93	39	41,9	16,4	—	13,8	9,1	4,9	3,6
	$\bar{x}$ =		83,28	39,71	43,98	17,33	21,45	13,25	9,48	5,7	3,67

Gew. = Gewicht; KR = Kopfrumpflänge; Schw. = Schwanzlänge; rel. Schw. = relative Schwanzlänge; HF = Länge der Hinterfußsohle; CB = Condylobasallänge; Zyg. = Zygomatikbreite; SH = Schädelhöhe über Bullae; OZR = Länge der oberen Molarenreihe; RH = Rostralhöhe

Tabelle 2

Gewicht, Körper- und Schädelmaße aller 5 von Maden Köy (Vil. Niğde, Türkei) gesammelten *Chionomys*-Exemplare. Abkürzungserklärungen siehe Tab. 1

Art	Alter	Sex	Gew.	KR	Schw.	rel. Schw.	HF	CB	Zyg.	SH	OZR	RII
M. nivalis	subad.	♀ trächtig	38,5	118	54	45,7	17,5	26,8	—	10,0	6,4	4,5
M. gud	ad.	♂	48,3	120	75	62,5	20,4	29,8	17,3	12,1	6,8	4,8
M. gud	juv.	♂	25,8	107	71	66,3	19,1	25,5	14,7	10,4	6,4	4,8
M. gud	juv.	♂	34,6	113	68	60,2	19,5	26,0	15,3	10,8	5,4	3,9
M. gud	juv.	♀	24,8	103	67	65,0	18,6	25,0	15,0	10,9	6,3	4,1

maus ist einer der häufigsten Kleinsäuger dieses Plateaus. In der kurzen Zeit unseres Aufenthalts fingen wir 20 Exemplare. Diese Population entspricht in ihrer hellen Färbung und den Maßen (Tab. 1) gut derjenigen aus dem Kohu Dağ im Westtaurus. Auch in der Ausbildung der Zahnschleifenmuster mit überwiegend simplex (innen und außen je drei vorspringende Ecken) am M^3 und ganz überwiegend 7 geschlossenen Feldern am M_1 gleichen sich die beiden Populationen.

Unser zweiter Fangplatz liegt etwa 40 km (Luftlinie) in nordöstlicher Richtung vom ersten entfernt am N-Abhang der Tauruskette ca. 20 km ESE von Ulukişla. Hier, knapp südlich von Madenköy fingen wir bei 1600 m und 2000 m insgesamt 5 Schneemäuse. Der Fangplatz bei 1600 m lag in einer Schlucht in einem NW-Hang. Die einzige Schneemaus dieses Fundortes fing sich unter einem Steinblock.

Die restlichen Exemplare stammen aus der Umgebung einer geröllerfüllten Bachrinne, die zur Zeit unseres Besuches nur noch wenig Schmelzwasser führte. Die ausgedehnten Schneefelder, die für den N-Abhang dieses Taurusabschnitts typisch sind und ihm auch den Namen Bolkar Dağ (= Schneereicher Berg) eingetragen haben, reichten Anfang August noch bis zur Höhe von 2000 m herab.

Die Färbung dieser 5 Schneemäuse ist einheitlich und nach den Munsell Soil Color Charts (1954) mit 10 YR 6/4 anzugeben. Sie ist also im Vergleich zur Färbung der Arslanköy-Population, die im Durchschnitt bei 10 YR 7/4 liegt, ziemlich dunkel.

Im Gegensatz zur einheitlichen Färbung waren die Maße (Tab. 2) vor allem der absoluten und relativen Schwanzlänge und der Hinterfußsohlenlänge der beiden erwachsenen Stücke so auffällig verschieden, daß ihre Zusammengehörigkeit schon im Feld bezweifelt werden mußte. Auch die Schädelmaße scheinen die Verteilung auf zwei Arten zu bestätigen. Während jedoch das kleine kurzschwänzige Exemplar mit 7 geschlossenen Feldern am M_1 und innen und außen je 3 vorspringenden Ecken am M^3 das typische Zahnschleifenmuster anatolischer *M. nivalis* aufweist, zeichnen sich die 4 großen, langschwänzigen Individuen, die in allen erwähnten Merkmalen der ostpontisch-kaukasischen *M. gud* entsprechen, durch ein merkwürdig reduziertes Muster des M^3 aus

(normalis — Ausbildung), während der M_1 mit 6 geschlossenen Feldern wieder *gud* entspricht. Kaukasische und ostpontische Vertreter von *M. gud* zeigen nach OGNEW (1950) und STEINER (1970) am M^3 meist innen und außen 4, oft auch 5 vorspringende Ecken. Normalis — Ausbildung, also außen 3, innen 4 vorspringende Ecken, konnte bisher bei keinem pontisch-kaukasischen Vertreter nachgewiesen werden.

Zur Beurteilung der größeren der beiden sympatrischen *Chionomys*-Formen mußte im Folgenden die Verbreitung und Variation der beiden Arten näher untersucht werden.

Microtus nivalis und *M. gud* in Anatolien

Verbreitung

Auf Grund der beiden jüngsten Bearbeitungen (STEINER 1970, SPITZENBERGER, Manuskript) läßt sich unter Berücksichtigung des neu hinzugekommenen südtürkischen Materials die Verbreitung der beiden Schneemausarten wie folgt skizzieren (Abb. 1):

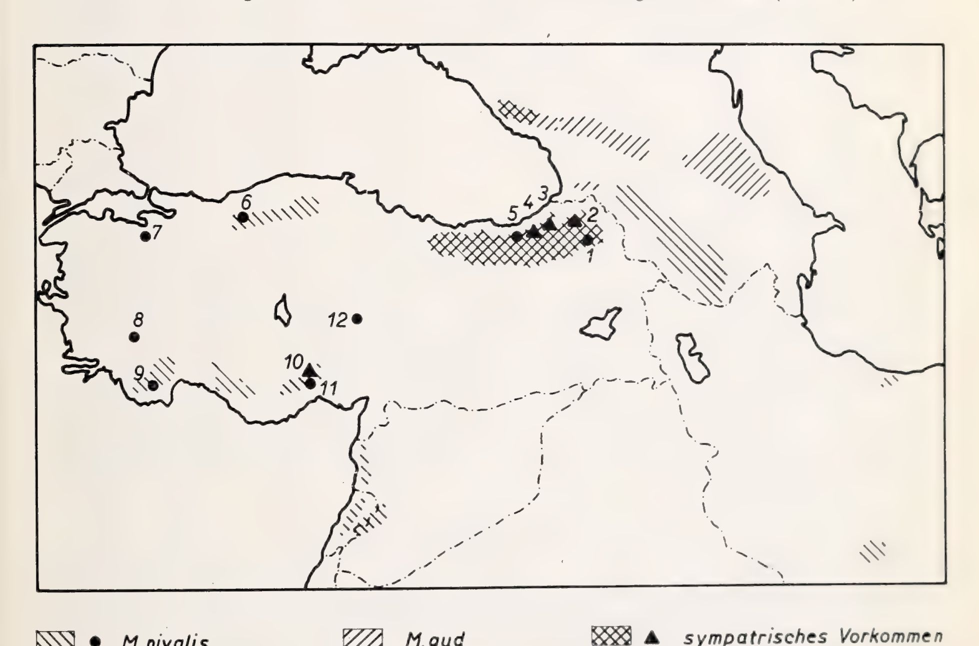


Abb. 1. Verbreitung von *Microtus nivalis* und *Microtus gud* in Vorderasien. Näher bezeichnet sind nur anatolische Fundorte.

1 Allahüekber Dağlari bei Oltu (Vil. Erzurum) OGNEW 1950)
2 Yalnızcam Dağlari, Vil. Artvin und Vil. Kars (STEINER 1970)
3 Elevit, Vil. Rize (STEINER 1970)
4 Ovit, Vil. Rize (STEINER 1970)
5 25 Meilen N Bayburt, Vil. Trabzon (MILLER 1908)
6 Seben Dağ, Vil. Bolu (Material im Naturhist. Museum Wien)
7 Ulu Dağ, Vil. Bursa (NEUHÄUSER 1936)
8 Honaz Dağ, Vil. Denizli (eigenes Material)
9 Cığlıkara, Kohu Dağ, Vil. Antalya (SPITZENBERGER, Manuskr.)
10 Maden Köy, Vil. Niğde
11 19 km N Arslanköy, Vil. Mersin

Microtus gud bewohnt nach russischen Autoren (Ognew 1950, Wereschtschagin 1959) den gesamten Großen Kaukasus und Daghestan in 3 Rassen. Von Westen nach Osten sind diese: *nenjukovi, gud* und *lghesicus.* Steiner (1970) deutet an, daß es sich dabei möglicherweise um eine Kline mit allmählicher Größenabnahme von Westen nach Osten handelt, die keinen ausreichenden Grund zu einer nomenklatorischen Aufspaltung bietet. Für die ostpontische Population von *M. gud,* deren Areal von dem der kaukasischen getrennt ist, behält Steiner (l. c.) vorläufig aus Mangel an Vergleichsmaterial den Namen *M. g. lasistanicus* bei, betont jedoch, daß zwischen der Nominatrasse und *lasistanicus* kaum reale Unterschiede bestehen dürften.

M. nivalis kommt am NW-Rand des Großen Kaukasus z. T. gemeinsam mit *gud* vor. Aus dem Kaukasischen Nationalpark bei Maikop (Ort sympatrischen Vorkommens mit *gud),* wurde eine durch besonders dunkle Färbung ausgezeichnete Rasse, *M. n. loginovi,* beschrieben. Bergsteppen Armeniens sind der Lebensraum von *M. n. trialeticus,* einer hellen, kleinwüchsigen Rasse. Nach Steiner (l. c.) dürfte *trialeticus* in die Synonymie von *pontius* aus dem Ostpontus fallen, doch verzichtet er angesichts des Fehlens armenischen Materials auf eine formelle Synonymisierung. Der Ulu Dağ bei Bursa und vermutlich der W-Pontus werden von der ihrer leuchtend rötlichgelben Rückenfärbung wegen als eigene Rasse benannten *M. nivalis olympius* bewohnt. Aus den Taurusketten wurden auffällig helle und kleinschädelige Schneemäuse bisher von 3 Fundorten gemeldet: Cīglīkara im Kohu Dağ, Hochplateau nördlich Arslanköy im Vilayet Mersin und Berge S Madenköy, Vilayet Niğde. Von besonderem Interesse ist der letztgenannte Fundort, da er, wie schon angeführt, eine zweite sympatrische Schneemausform lieferte.

Einzelfunde von *M. nivalis* bei Talas unweit Kayseri (Osborn 1962) und am Honaz Dağ bei Denizli (eigenes Material), die sich vorläufig noch nicht hinreichend genau subspezifisch einordnen lassen, demonstrieren, daß zwischen den Hauptverbreitungsgebieten in den nördlichen und südlichen Gebirgsketten die Schneemaus ganz lokal auch im Gebiet der anatolischen Hochebene vorkommt.

Schließlich erstreckt sich das Vorkommen von *M. nivalis* in der Rasse *hermonis* in die Nussarijeh-Berge, den Libanon und Antilibanon südwärts und in der Rasse *dementjevi* in den Kopet Dag ostwärts. Subspezifisch noch nicht eingeordnete, lokale Funde der Schneemaus stammen schließlich aus dem Elburs und dem Zagros-Gebirge in Persien (Lay 1967).

Systematik

Eine Merkmalsanalyse der beiden Zwillingsarten *nivalis* und *gud* aus einem Gebiet sympatrischen Vorkommens — nämlich des Ostpontus — verdanken wir Steiner (1970). Als für die Unterscheidung der Arten in seinem Material brauchbar erwiesen sich:

CB — bei *gud* statistisch signifikant größer
OZR — bei *gud* statistisch signifikant größer
rel. Schw — bei *gud* statistisch signifikant größer
Ausbildung des M^3 — bei *nivalis* einfach = simplex bis normalis
bei *gud* kompliziert = meist innen und außen 4, oft 5 vorspringende Ecken
Ausbildung des M_1 — bei *nivalis* meist 7 (gelegentlich auch Übergangsformen zu 6) geschlossene Felder
bei *gud* immer 6 geschlossene Felder.

Keineswegs so eindeutig ist die Sachlage, wenn in die Betrachtung auch allopatrische Populationen einbezogen werden. Die folgende Tabelle (Tab. 3) enthält Mittelwerte und Variationsbreiten von CB und rel. Schwanzlänge sowie Angaben über die

Tabelle 3

Variation und Mittelwerte der Condylobasallänge und relativen Schwanzlänge, Ausbildung der Schmelzschlingenmuster am M³ (s = innen und außen 3 vorspringende Ecken, n = außen 3, innen 4 vorspringende Ecken, k = außen und / oder innen 4 bis 5 vorspringende Ecken) verschiedener *M. nivalis*- und *M. gud*-Populationen

Rasse und Herkunft d. unters. Population	Autor	CB min-max	x̄	n	rel. Schw. min-max	x̄	n	M³	M₁ Zahl d. Felder
M. n. aquitanius –									
N-Spanien,	Niethammer 1964	28,7—30,8	29,65	12	54,16—63,72	59,16	12	s	6 und 7
M. n. nivalis –									
Oberösterreich,	Gruber 1966	27,2—29,8	28,93	3	50,0 —60,87	53,40	15	—	—
Tirol,	Steiner 1970	—			—			s, n	6,6—7,7
Bayer. Alpen,	Kahmann und Halbgewachs 1962	26,1—30,6	28,3	38	—			—	—
Schweizer NP,	Dottrens 1962	—				52,6	15	—	—
M. n. mirhanreini –									
Tatra,	Kratochvil 1956	27,8—30,5	29,0	31	—			s, n, k	6,6—7,7
	Kowalski 1957	27,6—30,9	28,9	5	43,41—59,82	48,21	20	s, n, k	6,6—7,7
	Hanzák und Rosicky 1949	—			36,92—47,01	41,69	15	—	—
M. n. ulpius –									
Karpaten,	Kowalski 1957	28,2—31,4	30,1	13	48,12—59,51	52,38	11	s, n	7
M. n. ssp. – Vitosha,	Peshev 1970		30,1	33		49,02	—	s, n, k	6 und 7
Rila,	Peshev 1970		30,3	17		48,65	—	s, n	6 und 7
Pirin,	Peshev 1970		29,7	30		49,32	—	s, n	6 und 7
Balkan,	Peshev 1970		28,6	5		50,25	—	s, n	6 und 7
Slavyanka,	Peshev 1970		27,9	7		51,57	—	s, n	6 und 7
M. n. pontious –									
E-Pontus,	Steiner 1970	28,0—28,9	28,58	5	—			s, n	6,6—7,7
	eig. Material	—				50,4	1	s, n	
M. n. ssp. – Ciglikara,	eig. Material	25,6—28,9	27,65	6	44,6 —47,6	45,72	6	s, n	6—7,7
M. n. hermonis –									
Mt. Hermon,	selbst. unters. Mat.	29,1—30,4	29,92	4	47,0 —51,3	49,16	3	s, n	7
M. g. lasistanicus –									
E-Pontus,	Steiner 1970	28,7—30,2	29,52	9		61,1	1	k	6
	eig. Material					61,1	1		
M. g. ssp. – Madenköy,	eig. Material		29,8	1		62,5	1	n	6

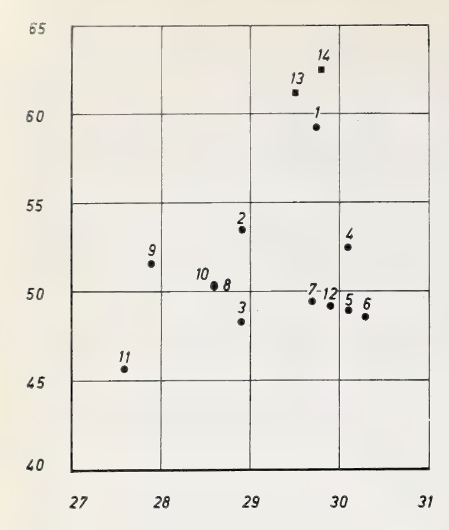


Abb. 2. Korrelationsdiagramm. Beziehung von relativer Schwanzlänge (Ordinate) und Condylobasallänge (Abszisse) bei verschiedenen Populationen von *M. nivalis* (Kreise) und *M. gud* (Quadrate). In Bezug gesetzt werden Mittelwerte, die aus Tab. 3 zu entnehmen sind.

1 *M. n. aquitanius,* N-Spanien (NIETHAMMER 1964)
2 *M. n. nivalis,* Oberösterreich (GRUBER 1966)
3 *M. n. mirhanreini,* Tatra (KOWALSKI 1957)
4 *M. n. ulpius,* Karpaten (KOWALSKI 1957)
5 *M. n. ssp.* Vitosha, Bulgarien (PESHEV 1970)
6 *M. n. ssp.* Rila, Bulgarien (PESHEV 1970)
7 *M. n. ssp.* Pirin, Bulgarien (PESHEV 1970)
8 *M. n. ssp.* Balkan, Bulgarien (PESHEV 1970)
9 *M. n. ssp.* Slavyanka, Bulgarien (PESHEV 1970)
10 *M. n. pontius,* Ostpontus (STEINER 1970)
11 *M. n. ssp.* Ciglikara, Kohu Dag (SPITZENBERGER, Manuskr.)
12 *M. n. hermonis,* Mt. Hermon (SPITZENBERGER, Manuskr.)
13 *M. g. lasistanicus,* Ostpontus (STEINER 1970)
14 *M. g. ssp.* Maden Köy, östlicher Mitteltaurus

Ausbildung von M^3 und M_1 verschiedener gut untersuchter Unterarten von *Microtus nivalis* und *gud.* Leider liegen nicht für alle zum Vergleich herangezogenen Populationen Mittel- und Variationsbreitenwerte vor. Das zur Unterscheidung der beiden Arten nach STEINER (1970) gut brauchbare Merkmal der OZR konnte den Publikationen meist nicht entnommen werden und mußte daher hier unberücksichtigt bleiben. Leider konnten die ohne Zweifel sehr interessanten Verhältnisse bei den kaukasischen *gud-* und *nivalis*-Populationen nicht mitverglichen werden, da die publizierten Maßangaben unvollständig sind (rel. Schw. fehlt) und oft auch Jungtiere miteinbezogen wurden.

Trägt man die Mittelwerte von CB und rel. Schwanzlänge aller verglichenen Taxa in ein Korrelationsdiagramm ein (Abb. 2), so zeigt sich, daß zwischen den beiden Arten kein Hiatus besteht. An gegenüberliegenden Rändern des Punktefeldes liegen die Werte für die miteinander in Kontakt kommenden Rassen von *gud* (13 und 14) und *nivalis* (10 und 11). Die allopatrischen Populationen Süd- und Mitteleuropas dagegen liegen mehr oder weniger deutlich zwischen diesen Extremen.

Eine deutliche Korrelation zwischen den verwendeten „*nivalis*- und *gud*-Merkmalen" besteht dabei nicht. Daß auch die anderen im Gebiet sympatrischen Vorkommens arttrennenden Merkmale in den allopatrischen *nivalis*-Populationen unabhängig variieren, zeigt Abb. 3. Dort wurden für jedes Merkmal drei Ausbildungsgrade unterschieden, wobei jeweils der für *gud* charakteristische mit 3, der gegenteilige mit 1 bewertet wurde.

Für CB lautet die Einteilung folgendermaßen:

1 = 27,5 – 28,5 mm
2 = 28,6 – 29,5 mm
3 = 29,6 – 30,5 mm

Für die relative Schwanzlänge:

1 = 41,5 – 48,5 mm
2 = 48,6 – 55,5 mm
3 = 55,6 – 62,5 mm

Die Ausbildung der Molarenschmelzmuster wurde so bewertet:

M^3 1 = ausschließlich simplex — Ausbildung
2 = bis normalis Ausbildung
3 = bis zu einer Ausbildung, die komplizierter als normalis ist.

M_1 1 = ausschließlich 7 geschlossene Felder
2 = sowohl 6 als auch 7 geschlossene Felder
3 = ausschließlich 6 geschlossene Felder.

Theoretisch könnte die Addition der Klassenwerte, wie sie in Abb. 3 vorgenommen wurde, für *nivalis* 4 und für *gud* 12 ergeben. Da sich jedoch keine der untersuchten *nivalis*-Populationen in allen Merkmalen so extrem verhält, liegt der niedrigste ermittelte Wert bei 6.

Es zeigt sich deutlich, daß manche allopatrischen *nivalis*-Populationen das eine oder andere „*gud*-Merkmal“ aufweisen: So hat *aquitanius* aus N-Spanien eine besonders große relative Schwanzlänge, ein Prozentsatz von *mirhanreini*-Individuen zeigt

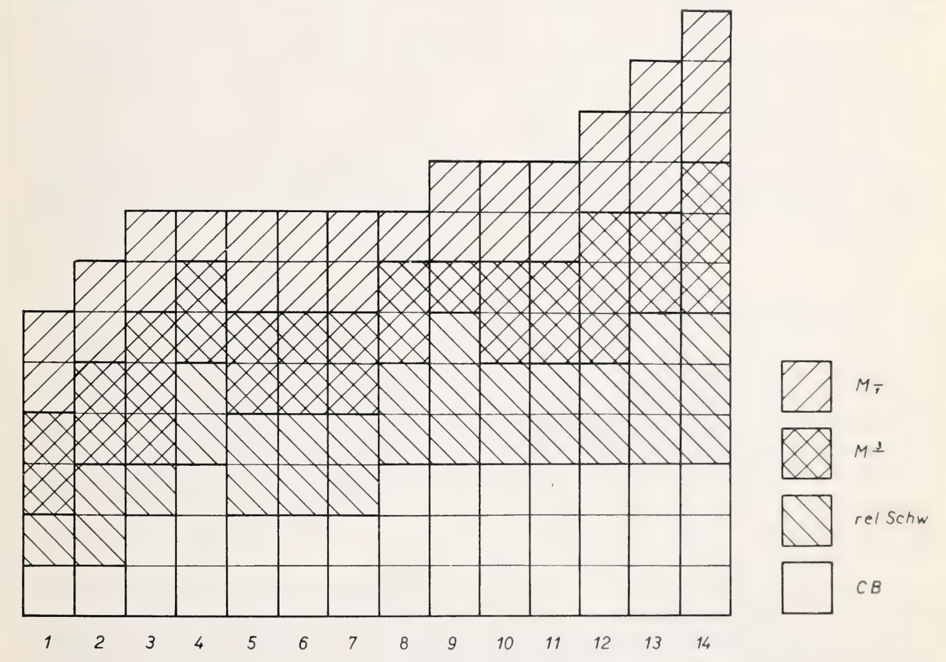


Abb. 3. Variation in vier Merkmalen in folgenden Populationen von *Microtus nivalis* und *M. gud.*

1 *M. n. ssp.* Çiglikara, Kohu Dag
2 *M. n. ssp.* Slavyanka, Bulgarien
3 *M. n. mirhanreini,* Tatra
4 *M. n. ulpius,* Karpaten
5 *M. n. ssp.* Balkan, Bulgarien
6 *M. n. pontius,* Ostpontus
7 *M. n. nivalis,* Oberösterreich
8 *M. n. hermonis,* Mt. Hermon
9 *M. n. aquitanius,* Nordspanien
10 *M. n. ssp.* Rila, Bulgarien
11 *M. n. ssp.* Pirin, Bulgarien
12 *M. n. ssp.* Vitosha, Bulgarien
13 *M. gud ssp.* Maden Köy, Mitteltaurus
14 *M. gud lasistanicus,* Ostpontus

Zur näheren Erklärung vergl. Text Seite 376

am M_1 und M^3 die für *gud* normalerweise typische Ausbildung, bei der Vitosha-Population zeigt sich eine Differenzierung in Richtung *gud* nur am M^3.

Die beiden anatolischen *nivalis*-Formen liegen mit 6—8 am unteren Rande des Variationsbereiches und sind damit von der mit ihnen stellenweise sympatrischen *M. gud lasistanicus* (12) weit getrennt Das kleine Material von Maden Köy enthält leider nur einen einzigen *M. nivalis.* Dieses Stück stimmt jedoch mit Ausnahme seiner relativ dunklen Färbung (die wohl auf den modifizierenden Einfluß des feuchteren Lebensraumes zurückgeführt werden darf) so völlig mit den Serien von Cīglīkara/Kohu Dağ und Arslanköy überein, daß deren Wert 6 auch für diese Population eingesetzt werden kann. Für die großen Schneemäuse von Maden Köy ergibt sich trotz des einen untypischen Merkmals immer noch der hohe Wert 11.

Da sich gezeigt hat, daß die bisher als arttrennend herausgearbeiteten Merkmale nur im Bereich des sympatrischen Vorkommens im Pontus Gültigkeit haben, die westlichen Populationen von *M. nivalis* in manchen Merkmalen bis weit in den *gud*-Bereich hineinreichen und *M. gud* nach den russischen Quellen im Osten des Areals, wo *nivalis* fehlt, eine kleinwüchsige Rasse, *lghesicus,* ausgebildet hat, bilden die beiden Schneemäuse ein schönes neues Beispiel für character-displacement. Ähnlich wie die Gebißvariation von *nivalis* insgesamt größer ist als von manchen Bearbeitern angenommen wurde, wird man auch bei *gud* mit einer gewissen populationsweisen Variabilität zu rechnen haben. Die großen Schneemäuse vom Bolkar Dağ werden deshalb zu *M. gud* gerechnet (und die Artdiagnose entsprechend modifiziert). Ob unser gegenwärtig weit nach Südwesten vorgeschobenes und völlig isoliertes Vorkommen im Taurus mit dem ostpontischen in Verbindung steht, muß vorerst offen bleiben, da die Berglandschaften der südöstlichen Türkei hinsichtlich ihrer Säugetierfauna noch völlig unbekannt sind. Auch wird erst größeres Material erweisen können, ob die Abweichung dieser Taurus-*gud* so konstant ist, daß sie eine nomenklatorische Kennzeichnung rechtfertigt.

Zur Tiergeographie und Faunengeschichte

Die widersprüchlichen Vorstellungen über die Evolution des Microtinengebisses lassen vorerst nicht einmal eine gesicherte Aussage zu, welche der unterschiedenen *Chionomys*-Arten die ursprünglichste ist. Wenn auch jetzt meist die Auffassung vertreten wird, daß in der Evolution der Unterfamilie das Zahnschleifenmuster fortschreitend komplizierter wird und Reduktionserscheinungen eher adaptive Sonderfälle andeuten (Kretzoi 1969, Guthrie 1965, 1971), so lassen sich die Schneemäuse in dieses Schema doch nur recht bedingt einordnen. *gud* und *roberti* haben nämlich auffällig komplizierte M^3, dabei aber einfache M_1, und bei *M. nivalis* steht einem vereinfachten M^3 ein komplizierter M_1 gegenüber, ohne daß für dieses merkwürdige Variationsbild sich vorderhand eine adaptive Bedeutung angeben ließe.

Das eigentliche Entstehungszentrum der Schneemäuse der Untergattung *Chionomys* ist unbekannt. Hierher gerechnete Arten *(nivalinus* und *nivaloides)* sind erstmals aus dem Mittelpleistozän Nordwest-, Mittel- und Südeuropas nachgewiesen worden. Ihr Auftreten in den Fossilfaunen des Kaukasus dagegen ist bisher nur überraschend dürftig bestätigt und zeitlich nicht genau festgelegt.

Die interessante Frage, weshalb das sonst überall nur durch die eine lebende Art vertretene Subgenus in Kaukasus und Kleinasien nicht weniger als drei Arten ausgebildet hat, ist von Steiner (1970) diskutiert worden. Seiner Annahme, daß die Waldart *roberti* in einem kolchischen Zentrum entstanden sei, wird man zustimmen dürfen. Keinen derartig eindeutigen Hinweis gibt es für das Entstehungszentrum von *M. gud.* Aufschlußreiche Fossilnachweise fehlen. Die eher desolaten Verhältnisse in der Taxonomie pleistozäner Microtinae lassen zur Zeit nicht einmal die Aussage zu, ob eine aus dem Vorderen Orient beschriebene Schneemaus, *M. machintoni,* nun wirklich

zu *Chionomys* (BATE 1945, HOOIJER 1961) oder zu einem ganz anderen Subgenus (TCHERNOV 1968) gehört.

Ökologie und chorologische Verhältnisse deuten darauf hin, daß *gud* in dem feuchten Bereich des Westkaukasus — Ostpontus entstanden ist. Der mehrfache Wechsel trocken-warmer und feucht-kalter Perioden des Spätpleistozäns hat abwechselnd die eher xerothermophile *M. nivalis* und die hygrophile *M. gud* begünstigt bzw. zurückgedrängt und damit das komplexe Verbreitungsbild der beiden Arten im Kaukasus und in Transkaukasien geschaffen. Nach dem geringen Differenzierungsgrad erst in einer jungen Expansionsperiode hat *gud* offenbar den Fundort im östlichen Mitteltaurus besiedelt. Die Verhältnisse erinnern damit in gewisser Beziehung an das Felseneidechsensubgenus *Archaeolacerta,* das im Kaukasus und Transkaukasien freilich noch ungleich stärkere und durch die Ausbildung parthenogenetischer Taxa zusätzlich komplizierte Speziation zeigt (DAREWSKIJ 1967). Auch für die Annahme, das Vorkommen im Mitteltaurus sei ein junger Ableger, liefern die dortigen Felseneidechsen einen Hinweis. Während die zahlreichen Rassen von *Lacerta saxicola* sonst sämtlich sehr kleine Areale besiedeln, strahlt das Verbreitungsgebiet von *Lacerta saxicola lantzcyreni* aus dem E-Pontus in ganz ähnlicher Weise bis in den östlichen Mitteltaurus aus. Daß in Perioden eines niederschlagsreicheren und kühlen Klimas sich hygrophytische Pflanzengesellschaften aus dem Pontus bis in den Mitteltaurus erstreckten, zeigen einzelne Reliktvorkommen vieler Laubwaldarten (vgl. z. B. Arealkarten von *Ulmus carpinifolia* und *U. glabra, Fagus orientalis* und *Alnus incana* in MEUSEL 1965).

Zusammenfassung

Die bisher nur aus dem Kaukasus und Ostpontus bekannte Schneemaus *Microtus (Chionomys) gud* wird für den östlichen Mitteltaurus nachgewiesen. Merkmalsvariation von *M. gud* und *M. nivalis* wird besprochen. Während allopatrische *nivalis*-Populationen in manchen Merkmalen bis weit in den *gud*-Bereich hineinreichen, zeigen die beiden Arten bei sympatrischem Vorkommen deutliches character-displacement.

Summary

Systematics and zoogeography of the Snow-Voles Microtus (Chionomys) nivalis and gud (Microtinae, Mamm.) in South Anatolia

Microtus (Chionomys) gud, until now recorded only for Caucasus and Eastern Pontus Mountains, has been discovered in the eastern part of Middle Taurus. While some allopatric populations of *nivalis* tend to converge towards *M. gud* show sympatric populations of the two species distinct character displacement.

Literatur

BATE, D. M. A. (1945): Notes on Small Mammals from the Lebanon Mountains, Syria. Ann. Mag. Nat. Hist. (11) XII, 141—158.

DAREWSKIJ, I. S. (1967): Skalnije Jaschtscherizy Kawkasa. Leningrad, 214 pp (russ.).

DOTTRENS, E. (1962): *Microtus nivalis* et *Microtus arvalis* du Parc National Suisse. Erg. wiss. Unters. im Schweizer Nationalpark 7 (N. F.), 329—352.

GRUBER U. (1966): Die Wühlmäuse Oberösterreichs. Naturkundl. Jb. der Stadt Linz 12, 269 bis 298.

GUTHRIE, R. D. (1965): Variability in Characters Undergoing Rapid Evolution. An Analysis of *Microtus* Molars. Evolution **19**, 214—233.

— (1971): Factors regulating the Evolution of Microtine Tooth Complexity. Z. Säugetierkunde **36**, 37—54.

HANZÁK, J., and ROSICKY, B. (1949): A Contribution to our Knowledge of Some Representatives of the Orders of the Insectivora and Rodentia in Slovakia. Sbornik Narodn. Musea v Praze **5** B, 3—77.

HOOIJER, D. A. (1961): The fossil Vertebrates of Ksâr 'Akil, a Paleolithic Rock Shelter in the Lebanon. Zool. Verhandelingen Leiden **49**, 67 pp.

Kahmann, H., und Halbgewachs, J. (1962): Beobachtungen an der Schneemaus, *Microtus nivalis* (Martins, 1842) in den Bayerischen Alpen. Säugetierkundl. Mitt. **10**, 64—82.
Kowalski, K. (1957): *Microtus nivalis* (Martins, 1842) (Rodentia) in the Carpathians. Acta Theriologica **1**, 159—182.
Kratochvil, J. (1956): Tatra Schneemaus *Microtus (Chionomys) nivalis mirhanreini* (Schäfer, 1935). Prace **28**, 1—39.
Kretzoi, M. (1969): Skizze einer Arvicoliden-Phylogenie — Stand 1969. Vertebrata Hungarica **11**, 155—199.
Lay, D. (1967): A Study of the Mammals of Iran. Fieldiana: Zoology **54**, 282 pp.
Miller, G. S. (1908): The Recent Voles of the *Microtus nivalis* Group. Ann. Mag. Nat. Hist. (8) I., 97—103.
Meusel, H., Jäger, E., und Weinert E. (1965): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Karten. Jena, 258 pp.
Munsell Soil Color Charts (1954): Munsell Color Company, Inc. Baltimore.
Neuhäuser, G. (1936): Die Muriden von Kleinasien. Z. Säugetierkunde **11**, 161—236.
Niethammer, J. (1964): Ein Beitrag zur Kenntnis der Kleinsäuger Nordspaniens. Z. Säugetierkunde **29**, 193—220.
Ognew, S. I. (1950): Sweri SSSR i prileschaschtschich stran. **7**, Moskau-Leningrad, 706 pp.
Osborn, D. J. (1962): Rodents of the Subfamily Microtinae from Turkey. J. Mamm. **43**, 515 bis 529.
Peshev, T. (1970): Distribution and Taxonomy of *Microtus nivalis* (Martins) (Mammalia) in Bulgaria. Mammalia **34**, 252—268.
Spitzenberger, F., in: Felten, H., Spitzenberger F., und Storch G.: Zur Kleinsäugerfauna Westanatoliens. Manuskript.
Steiner, H. (1970): Systematik und Ökologie von Wühlmäusen *(Microtinae,* Mammalia) der vorderasiatischen Gebirge Ostpontus, Talysch und Elburs. Habil.-Schrift an der Hochschule für Bodenkultur in Wien, 64 pp.
Tchernov, E. (1968): Succession of Rodent Faunas during Upper Pleistocene of Israel. Mammalia depicta, 152 pp.
Wereschtschagin, N. K. (1959): Mljekopitazuschtschije Kawkasa. Moskau-Leningrad, 703 pp (russ.).

Anschrift der Verfasserin: Dr. Friederike Spitzenberger, Naturhistorisches Museum Wien, Postfach 417, A-1014 Wien, Österreich

Hämoglobin-Varianten bei verschiedenen Caprini Simpson, 1945

Von Jakob Schmitt[1]

Eingang des Ms. 7. 10. 1971

Mit der von uns (Schmitt 1968) beschriebenen Methode der vertikalen Polyacrylamidgel-Elektrophorese untersuchten wir die Hämoglobine von 350 Schafen und Ziegen: 250 Hausschafe *(Ovis ammon aries)*, 10 Mufflon-Wildschafe *(Ovis ammon musimon)*, 40 Hausziegen *(Capra hircus)* und 50 Mähnenspringer *(Ammotragus lervia)*. Als Ausgangsmaterial für das Herstellen der Erythrozytenhämolysate dienten die bei der Serumgewinnung zurückgebliebenen Erythrozytensedimente. Diese wurden mit dem dreifachen Volumen Aqua bidest. versetzt, bei $-20°$ C eingefroren, aufgetaut und zentrifugiert, um das Erythrozytenstroma zu beseitigen. Auf ein Waschen der Erythrozyten wurde bewußt verzichtet, weil in den Hämolysaten Spuren von Albumin anwesend sein sollten. So war es möglich, die elektrophoretischen Wandergeschwindigkeiten der Hämoglobinfraktionen auf die des Albumins (R = 100) zu beziehen.

[1] Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Ergebnisse

Bei den Caprini konnten fünf Hämoglobinfraktionen nachgewiesen werden, deren relative Wandergeschwindigkeiten aus der Tabelle 1 zu ersehen sind. Aus ihrer unterschiedlichen Anordnung resultieren fünf verschiedene Hämoglobin-Phänotypen. Die homozygoten Typen sind bei der gewählten Versuchsanordnung durch zwei Hämoglobin-Fraktionen gekennzeichnet, die heterozygoten durch drei oder vier. Dies veranschaulicht die Abbildung 1.

Beim Hausschaf (Merino-Landschaf) kommen drei Hämoglobin-Phänotypen vor; ihre Frequenzen sind aus der Tabelle 2 ersichtlich. Die gleichen Hämoglobin-Varianten haben wir auch beim Mufflonschaf gefunden (vgl. Tab. 4).

Bei den Hausziegen (Kamerun-Zwergziegen) haben wir nur einen Hämoglobin-Phänotyp gefunden, der sich bei der Elektrophorese wie das Hb BB der Schafe verhielt. Den gleichen Befund haben Efremow und Braend (1965) bei Ziegen Norwegens mit der Stärkegel-Elektrophorese erhoben: "The goats all showed the same Hb type, a type indistinguishable from Hb B of sheep." Wir haben diesen Hämoglobin-Phänotyp der Ziege hier unter Hb BB eingeordnet; bei der engen stammesgeschichtlichen Verwandtschaft der Schafe und Ziegen halten wir dieses Vorgehen für berechtigt.

Beim Mähnenspringer konnten wir drei Hämoglobin-Phänotypen nachweisen, die wir mit Hb BB, Hb BS und Hb SS

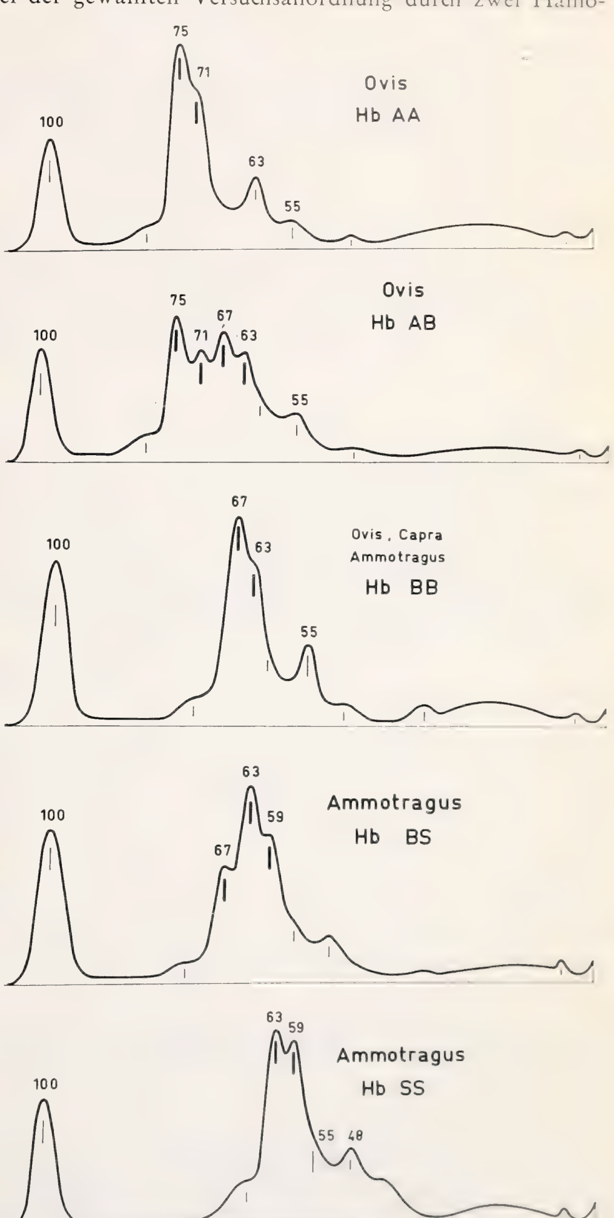


Diagramme der Hämoglobin-Phänotypen von *Ovis*, *Capra* und *Ammotragus*

Tabelle 1

Relative Wandergeschwindigkeiten der Hämoglobin-Fraktionen der Schafe und Ziegen

Rh-Werte	ausgeprägt bei der Hb-Variante				
75,1	AA	AB			
71,0	AA	AB			
67,1		AB	BB	BS	
63,2		AB	BB	BS	SS
59,0				BS	SS

Tabelle 2

Hämoglobin-Phänotyp-Frequenzen beim Hausschaf

	beobachtet		erwartet	
	abs.	rel. %	abs.	rel. %
Hb AA	14	5,6	11,5	4,6
Hb AB	79	31,6	84,0	33,6
Hb BB	157	62,8	154,5	61,8

bezeichnen (das Symbol S, abgeleitet von „Slow", wurde gewählt, da das Symbol C für eine Hämoglobin-Variante vergeben ist, die bei anämischen Schafen beobachtet wurde [Huisman et al. 1958, Beale et al. 1966]). Die Phänotyp-Frequenzen beim Mähnenspringer sind in der Tabelle 3 angegeben.

Tabelle 3

Hämoglobin-Phänotyp-Frequenzen beim Mähnenspringer

	beobachtet		erwartet	
	abs.	rel. %	abs.	rel. %
Hb BB	9	18,0	10,1	20,25
Hb BS	27	54,0	24,8	49,50
Hb SS	14	28,0	15,1	30,25

Tabelle 4

Hämoglobin-Allel-Frequenzen bei verschiedenen Caprini Simpson, 1945

	n	Hb^A	Hb^B	Hb^S
Hausschaf *(Ovis ammon aries)*	250	0,214	0,786	
Mufflon-Wildschaf *(Ovis ammon musimon)*	10	0,2	0,8	
Hausziege *(Capra hircus)*	40		1,0	
Mähnenspringer *(Ammotragus lervia)*	50		0,550	0,450

Die beschriebenen Hämoglobin-Phänotypen werden vermutlich durch drei autosomale codominante allele Gene determiniert: Hb^A, Hb^B und Hb^S. An Hand der für die einzelnen phänotypischen Varianten mitgeteilten Häufigkeiten haben wir die in der Tabelle 4 angegebenen Allel-Frequenzen berechnet.

Zusammenfassung

Mit der vertikalen Polyacrylamidgel-Elektrophorese konnten bei den Caprini (250 Hausschafe, 10 Mufflon-Wildschafe, 40 Hausziegen, 50 Mähnenspringer) fünf verschiedene Hämoglobin-Phänotypen nachgewiesen werden, die vermutlich durch drei autosomale codominante allele Gene determiniert werden. Die Phänotyp- und Allel-Frequenzen werden mitgeteilt.

Summary

Hemoglobins of some Caprini Simpson, 1945

Hemoglobins of 350 sheeps and goats were analysed by vertical polyacrylamid gel electrophoresis (250 domestic sheeps, 10 Moufflons, 40 domestic goats, 50 Aoudads). Five different hemoglobin phenotypes could be demonstrated, which are probably genetically determined by three autosomal codominant allelic genes. Phenotype and gene frequences are reported.

Literatur

Beale, D., Lehmann, A., Drury, A., and Tucker, E. (1966): Haemoglobins of sheep. Nature **209**, 1099.

Efremon, G., and Braend, M. (1965): Hemoglobins, transferrins and albumins of sheep and goats. Proc. 9th Europ. Animal Blood Group Conf. Prague; Den Haag, Junk.

Huisman, T. H. J., Van Vliet, G., and Sebens, T. (1958): Sheep haemoglobins. Nature **182**, 171.

Schmidt, J. (1968): Das Differenzieren tierischer Proteine mit der vertikalen Polyacrylamidgel-Elektrophorese. 1. Mitt.: Grundlagen, Methodik, Serumproteine des Rindes. Dtsch. tierärztl. Wschr. **75**, 87.

Anschrift des Verfassers: Dr. Jakob Schmitt, 74 Tübingen, Schloß

SCHRIFTENSCHAU

Napier, J. R., and Napier, P. H. (Ed.): **Old World Monkeys.** Evolution, Systematics and Behavior. Academic Press, London and New York, 1970, 660 pp. $ 19,50, DM 78,25.

Im Juli 1969 fand auf Burg Wartenstein, Österreich, ein Wenner-Gren-Symposium über die Systematik der Altweltaffen statt. Achtzehn namhafte Primatologen haben dazu Beiträge geliefert, die im vorliegenden Band abgedruckt sind. Ein ähnliches Symposium wurde bereits 1962 abgehalten, und Napier hebt einleitend die Fortschritte hervor, die die Primatologie seitdem gemacht hat. R. W. Thorington diskutiert zunächst einige Grundprinzipien moderner Systematik, die möglichst auf eingehenden biologischen Analysen aufbauen sollte. Da viele Taxonomen sich immer noch auf sogenannte nicht-adaptive Merkmale konzentrieren, betont Thorington, daß es auch deren Funktion zu erfassen gelte. Erst ein Verständnis des Funk-

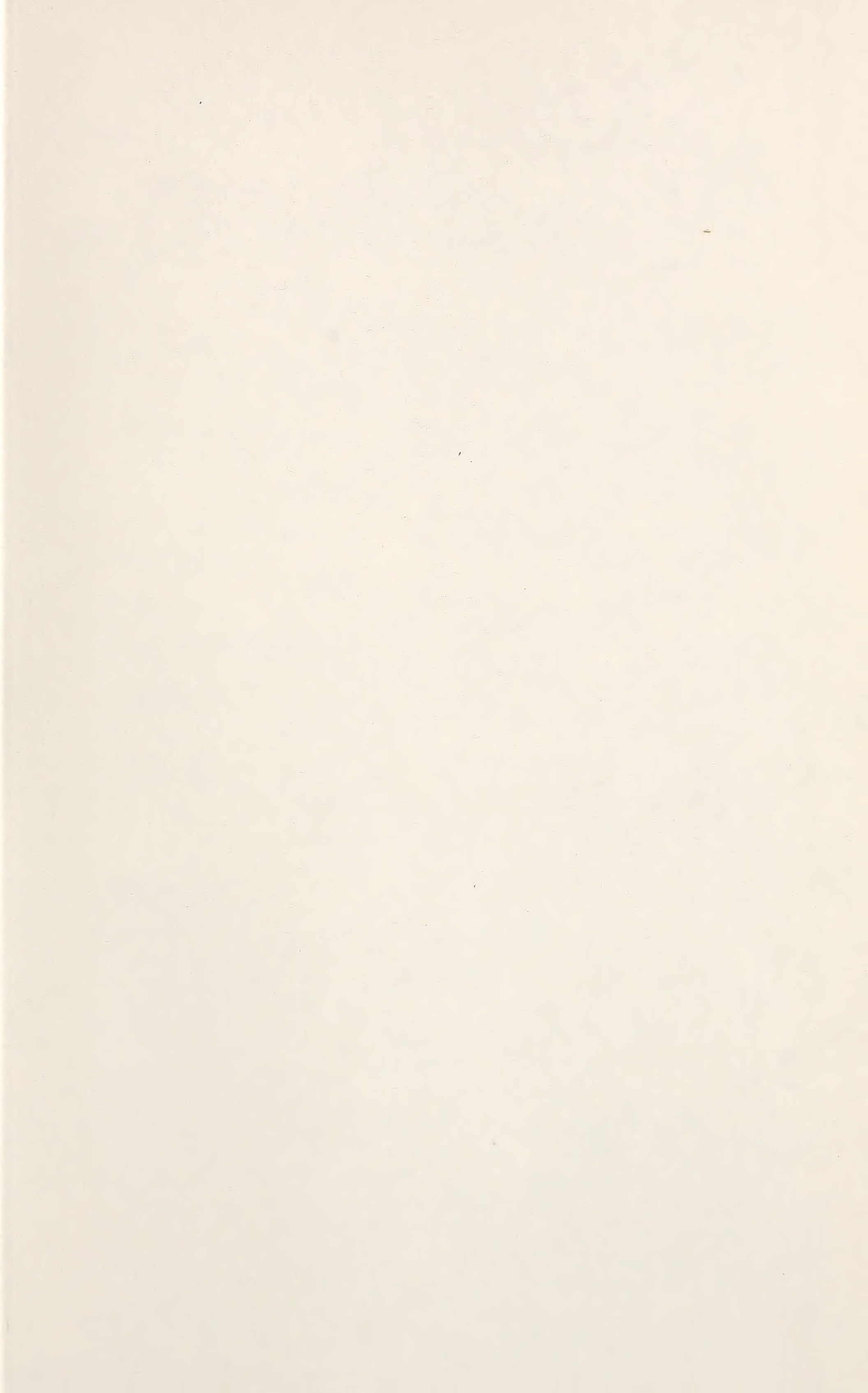
tionierens und Fungierens (Mollenhauer) einer Struktur erlaubt eine abschließende Beurteilung deren taxonomischer Bedeutung und ermöglicht das Erfassen echter Korrelationen. Diese Kriterien gelten nicht nur für die Morphologie, sondern sind vor allem auch auf ethologische, karyologische und serologische Daten anzuwenden, wie sie etwa V. M. Sarich vorlegt. Sarich setzt eine konstante Mutationsrate beim Serumalbumin der Primaten voraus und leitet aus dem Maß der immunologischen Unterschiede sowohl die cladistischen Beziehungen der einzelnen Taxa, als auch das absolute Alter ihrer Aufspaltungen ab. Allerdings stimmen seine Ergebnisse mit den neueren Befunden der Paläontologie häufig nicht überein, was Anlaß zum Überdenken seiner Grundannahmen sein sollte. A. H. Schultz hat zahlreiche Daten zusammengestellt, die die morphologische Uniformität der Cercopithecoidea im Vergleich zu anderen Primaten-Taxa belegen. J. R. Napier versucht aus Befunden verschiedenster Forschungsrichtungen den paläoökologischen Hintergrund der Evolution der Catarrhina zu erhellen. Ausführlich diskutiert er die Klimaentwicklung im Verlauf des Tertiärs, sowie die Umgestaltung der Tethys als ehemals wichtigste Barriere zwischen den Faunen Afrikas und Eurasiens. Die Entstehung einer ausgeprägten Saisonalität in den nördlicheren Breiten und die Verbreitung der monocotylen Gräser im Miozän stellen nach Auffassung von Napier wesentliche Faktoren der Evolution der Cercopithecoidea dar. Folglich postuliert er ein Entstehungszentrum dieser Primatengruppe in Eurasien und erst eine spätere Einwanderung nach Afrika, obwohl diese Hypothese zugegebenermaßen in der Paläontologie keine Stütze findet. Dies geht aus den Ausführungen von E. L. Simons über die Geschichte der Altweltaffen eindeutig hervor, wonach Cercopithecoidea bis zum Ende des Miozän nur vom afrikanischen Kontinent bekannt sind. Die oligozänen Formen *Parapithecus* und *Apidium* aus dem Fayum werden von Simons als Parapithecinae zusammengefaßt und den Cercopithecoidea eingeordnet. *Moeripithecus* und *Oligopithecus* werden nicht länger als Vorläufer der Cercopithecoidea angesehen, ersterer gilt als Synonym von *Prohylobates.* Da die Parapithecinae noch 3 Praemolaren besaßen, müßte P_2^2 bei Cercopithecoidea und Hominoidea unabhängig verlorengegangen sein. C. J. Jolly bespricht die großen, vorwiegend terrestrischen Cercopithecidae Afrikas hinsichtlich ihrer ökologischen Anpassungen und der damit korrelierten morphologischen Strukturen. N. A. Barnicot und P. T. Wade betonen die prinzipielle Bedeutung der genetischen Methode für die Taxonomie, weisen aber auf die großen praktischen Probleme hin, die vor allem die Homologiefrage betreffen; außerdem teilen diese Autoren zahlreiche Befunde der Hämoglobin-Analyse altweltlicher Primaten mit. I. S. Bernstein versucht eine erste Synthese des Verhaltensrepertoires der Cercopithecoidea. Obwohl die Definition und der Vergleich äquivalenter Verhaltenselemente noch auf viele Schwierigkeiten stößt, lassen sich doch schon eine Reihe allgemeiner Feststellungen treffen. Bourliere, Hunkeler und Bertrand teilen ihre Beobachtungen zur Ökologie und Ethologie von *Cercopithecus campbelli lowei* mit. Wie bei anderen Waldformen der Gattung *Cercopithecus* und bei vielen Colobidae ist die soziale Dominanz bei der untersuchten Form nicht sehr ausgeprägt; die sexuelle Aktivität hat von Juli bis September einen Höhepunkt. Anders als bei den arboricolen Cercopithecini, kommen bei *Mandrillus leucophaeus,* über den J. S. Gartlan wichtige neue Freilandbeobachtungen vorlegt, ungewöhnlich häufige Äußerungen von intraspezifischer Aggression vor. Die sozialen Grundeinheiten scheinen beim Drill die "one male groups" (Durchschnittsgröße ca. 20 Tiere) zu sein, die sich aber zu lockeren Großverbänden zusammentun können. Es zeigen sich hier also gewisse Übereinstimmungen mit *Papio hamadryas* und Unterschiede zu *P. cynocephalus.* Kummer, Goetz und Angst berichten von sehr interessanten Kreuzungsexperimenten zwischen *Papio hamadryas* und *P. anubis,* deren beide Populationen am Awash-Fluß, Äthiopien, in einer 15—20 km breiten Hybridisierungszone aneinanderstoßen. *Hamadryas*-Männchen vermögen eingeführte *Anubis*-Weibchen innerhalb weniger Stunden zur Unterwerfung unter die Verhaltensregeln der "one male group" zu erziehen. T. T. Struhsaker untersucht auf breiter Basis die Lautgebung der Meerkatzen und gewinnt z. T. interessante systematische Ergebnisse. S. Ripley beobachtete *Presbytis entellus thersites* auf Ceylon, und stellt fest, daß die Hulmans, im Gegensatz zu den meisten anderen Colobidae eine wenig spezifische Nahrungsanpassung zeigen und ein Biotop besetzen, das in Afrika etwa dem von *Ceropithecus aethiops* enspricht. Dies erklärt ihre weite Verbreitung ohne tiefergreifende systematische Aufspaltung. Lord Medway teilt zahlreiche ökologische Befunde über die Cercopithecoidea des Sundagebietes mit, entsprechendes unternimmt U. Rahm für Zentralafrika; beide diskutieren auch eine Vielzahl feinsystematischer Probleme. C. P. Groves revidiert die Systematik der Colobidae und erstellt abschließend zusammen mit R. W. Thorington eine Klassifikation der Cercopithecoidea. *Simias* wird als Synonym von *Nasalis* betrachtet und *Rhinopithecus* wird als Untergattung zu *Pygathrix* gestellt, um nur die auffälligsten Ergebnisse zu nennen.

In der Aufmachung handelt es sich beim vorliegenden Sammelband um eine photomechanische Wiedergabe von Maschinenskripten, wobei fehlender Zeilenausgleich und zahlreiche Druckfehler etwas störend wirken. Trotz einiger formaler und auch inhaltlicher Mängel bietet dieses Buch jedem Primatologen eine Fülle stimulierender Tatsachen und Ideen.

W. Maier, Frankfurt a. M.










SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
BOUND BY
HNM

